

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«БАЛТИЙСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ ИММАНУИЛА КАНТА»

На правах рукописи

Пунгин Артём Викторович

**ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ АТМОСФЕРНОГО
ВОЗДУХА ГОРОДА КАЛИНИНГРАДА МЕТОДОМ
ЛИХЕНОИНДИКАЦИИ**

25.00.36 – геоэкология (науки о Земле)

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата географических наук

Научный руководитель:
Заслуженный деятель науки РФ, доктор
биологических наук, профессор
Дедков Виктор Павлович

Калининград – 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1. Лишайники как индикаторы атмосферного загрязнения.....	12
1.2. Загрязнение окружающей среды химически активными формами азота.....	15
1.3. Воздействие химически активных соединений азота на лишайники	20
1.3.1. Реакция лишенобиоты на эвтрофикацию.....	20
1.3.2. Толерантность лишайников к аммонии.....	22
1.3.3. Толерантность лишайников к нитратам.....	24
1.3.4. Лихенофлора урбоэкосистем в условиях изменения характера загрязнения атмосферы	26
1.4. Геоэкологическая характеристика Калининградской области.....	27
1.4.1. Географическая характеристика.....	27
1.4.2. Геология и рельеф.....	28
1.4.3. Климат	29
1.4.4. Почвы.....	31
1.4.5. Растительность.....	32
1.5. Геоэкологическая характеристика города Калининграда.....	34
1.5.1. Географическое положение и природные условия.....	34
1.5.2. История исследования лишенофлоры города Калининграда.....	37
1.5.3. Состояние атмосферного воздуха	41
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	45
2.1. Лихеноиндикационные исследования.....	45
2.1.1. Методика определения качества воздуха и оценки влияния эвтрофицирующих соединений.....	45
2.1.2. Методика оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по содержанию азота в талломе	49

лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	
2.2. Оценка биохимических и физиологических параметров лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	50
2.2.1. Общая характеристика лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	50
2.2.2. Сбор образцов и пробоподготовка	52
2.2.3. Определение содержания фотосинтетических пигментов	53
2.2.4. Определение содержания азота, углерода и фосфора	54
2.3. Определение химического состава коры деревьев	56
2.4. Статистическая обработка и визуализация пространственных данных	57
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИХЕНОФЛОРЫ ГОРОДА КАЛИНИНГРАДА И ФОНОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ	58
3.1. Эпифитная лихенофлора города Калининграда	58
3.1.1. Таксономический анализ	58
3.1.2. Анализ жизненных форм	61
3.1.3. Географический анализ	62
3.1.4. Оценка встречаемости видов	64
3.2. Эпифитная лихенофлора фоновых территорий	65
3.2.1. Таксономический анализ	65
3.2.2. Анализ жизненных форм	67
3.2.3. Географический анализ	67
3.3. Сравнительный анализ лихенофлоры города Калининграда	69
3.4. Новые и нуждающиеся в охране виды лишайников Калининградской области	75
ГЛАВА 4. ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОЗДУХА НА ЛИШАЙНИКИ	86
4.1. Воздействие на видовое разнообразие	86
4.2. Результаты лихеноиндикационного картирования с применением индекса качества воздуха (LGI)	92
4.3. Изменение содержания фотосинтетических пигментов в талломе лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	96

4.3.1. Содержание хлорофилла <i>a</i>	97
4.3.2. Содержание хлорофилла <i>b</i>	101
4.3.3. Коэффициент феофитинизации	104
4.4. Содержание азота, углерода и фосфора в талломе лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	108
4.4.1. Содержание азота	109
4.4.2. Содержание углерода	113
4.4.3. Содержание фосфора	115
4.4.4. Корреляционный анализ	117
4.5. Оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами	121
4.5.1. Оценка по содержанию азота в талломе лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	121
4.5.2. Оценка по содержанию хлорофилла <i>a</i> в талломе лишайника <i>Parmelia sulcata</i>	124
4.6. Изменения химического состава коры деревьев	127
4.7. Геоэкологический статус функциональных зон города Калининграда	133
ВЫВОДЫ	142
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	144
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	146
ПРИЛОЖЕНИЯ	175
Приложение 1. Список эпифитных лишайников города Калининграда	175
Приложение 2. Систематическая структура эпифитных лишайников города Калининграда	180
Приложение 3. Распределение лишайников города Калининграда и фоновых территорий по географическим элементам и типам ареала	182
Приложение 4. Список эпифитных лишайников фоновых территорий	184
Приложение 5. Систематическая структура эпифитных лишайников фоновых территорий	186
Приложение 6. Сравнение видового разнообразия эпифитных лишайников города Калининграда с историческими данными и фоновыми территориями	188

Приложение 7. Встречаемость лишайников по квадратам в городе Калининграде	190
Приложение 8. Значение разнообразия лишайников и индекс качества воздуха в исследованных квадратах города Калининграда и фоновых территорий	196
Приложение 9. Среднее содержание фотосинтетических пигментов и значение коэффициента феофитинизации в талломах <i>Parmelia sulcata</i> в обследованных квадратах в городе Калининграде и на фоновых территориях	198
Приложение 10. Среднее процентное содержание азота, углерода и фосфора в талломах <i>Parmelia sulcata</i> в обследованных квадратах в городе Калининграде и на фоновых территориях	200
Приложение 11. Корреляционная матрица физиологических и биохимических параметров индикаторного вида лишайника <i>Parmelia sulcata</i> и связь с видовым разнообразием эпифитных лишайников	202
Приложение 12. Корреляционная матрица химических параметров коры ясеня обыкновенного, физиолого-биохимических параметров индикаторного вида лишайника <i>Parmelia sulcata</i> и видового разнообразия эпифитных лишайников	203
Приложение 13. Воздействие автотранспортной нагрузки на физиолого-биохимические параметры <i>Parmelia sulcata</i> и видовое разнообразие лишайников в функциональных зонах города Калининграда и на фоновых территориях	204

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. В связи с урбанизацией территорий, а также все возрастающим антропогенным прессом, одной из первоочередных задач геоэкологии является изучение геохимических изменений экосистем с целью сохранения среды обитания человека и других организмов. Одна из основных глобальных проблем современного мира – загрязнение атмосферного воздуха [Конвенция ..., 1979], которое особенно сильно выражено в городах. В целях обеспечения экологической безопасности населения проводится геоэкологический мониторинг состояния атмосферы с применением физико-химических и биоиндикационных методов анализа. Для мониторинга воздействия загрязнения газообразными поллютантами во многих странах мира, как на местном, так и на национальных уровнях [Windisch et al., 1996; Cameron, 2002; Gartya et al., 2003; Jovan, 2008; Slaby, Lisowska, 2012] в качестве организмов-индикаторов уже более пятидесяти лет используются лишайники [Бязров, 2002; Nimis, Purvis, 2002]. Лишайники, благодаря своему анатомо-морфологическому строению реагируют достаточно быстро на изменения количественных и качественных показателей воздуха.

В России к настоящему времени уже выявлена и проанализирована флора лишайников, а также проведены лишеноиндикационные исследования таких городов, как Барнаул [Терехина, 1995], Екатеринбург [Пауков, 2001], Москва [Бязров, 2002], Санкт-Петербург [Малышева, 2003, 2005a, 2005b], Тверь [Мейсурова, 2014], Воронеж [Мучник, 2004], Новосибирск [Седельникова, Свирко, 2003; Свирко, 2006; Романова, 2008], Иркутск [Лиштва, Вершинина, 2011], Кемерово [Романова, 2011, 2012], Ставрополь [Зеленская и др., 2012] и др.

Несмотря на то, что первые данные о видовом разнообразии лишайников г. Калининграда были опубликованы немецкими ботаниками больше полутора столетий назад [Ohlert, 1863], эта территория остается малоизученной. Комплексные работы по оценке качества атмосферного воздуха с использованием методов лишеноиндикации здесь не проводились.

Степень разработанности темы. Начиная с 1960-х годов, после того как диоксид серы (SO_2) был признан ключевым фактором, влияющим на физиологические и биохимические показатели лишайников, а также на видовой состав лишенобиоты [Nimis, Purvis, 2002], началось активное использование лишеноиндикационных методов в мониторинге качества атмосферы.

На основе данных о видовом разнообразии, встречаемости и проективном покрытии лишайников были разработаны синтетические индексы для оценки качества воздуха: полеотолерантности (I.P.) [Trass, 1973]; атмосферной чистоты (I.A.P.) [Le Blanc, De Sloover, 1970], степени качества воздуха (LGW) [VDI, 1995] и развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ -

IDEL) [Бязров, 2002]. Общеизвестно, что на лишайники, помимо двуокиси серы, оказывает воздействие широкий спектр веществ и факторов, включая фтор, щелочную пыль, металлы и радионуклиды, хлорированные углеводороды, эвтрофикацию, «кислотные дожди» и климатические изменения [Kirschbaum, Windisch, 1995; Lichen biology, 2008; Insarov, Schroeter, 2002; van Herk et al., 2002].

В последней четверти XX века концентрации кислотных загрязнителей в атмосферном воздухе, благодаря улучшению уровня технического развития, начали снижаться [VDI, 2005]. Однако во многих городах происходит эвтрофикация воздуха, связанная с выбросом в атмосферу большого количества химически активных форм азота (аммиак, аммоний, оксиды азота, азотная кислота, нитраты и др.) от промышленных предприятий и автотранспорта [Galloway et al., 2008; Моклячук и др., 2014; Reaktiver Stickstoff..., 2015]. Разработан ряд современных методик лишеноидикации для оценки качества воздуха в условиях загрязнения азотсодержащими поллютантами [VDI, 2005; 2015].

Многие авторы считают [Frahm, Janßen et al., 2009; Frahm et al., 2009] не до конца доказанным воздействие эвтрофицирующих соединений на лишайники, предлагая альтернативное объяснение процессов смещения лишенофлор урбанизированных территорий в сторону нитрофитных видов, заключающихся в эффекте осмотического стресса, вызванного поступлением солей (нитрат аммония, хлорид натрия) в таллом лишайников, а также изменением микроклиматических условий мест обитания.

В научном понимании того, как лишайники реагируют на увеличение осадений эвтрофицирующих соединений остается много пробелов [Hauck, 2010; Carter et al., 2017]. Изменения качественного характера загрязнения атмосферного воздуха, снижение уровня воздействия кислотных загрязнителей на видовое разнообразие лишайников и функционирование объектов лишенобиоты в условиях урбозкосистем, а также преобладание азотсодержащих поллютантов обусловили необходимость дальнейшей проработки этих вопросов.

Цель исследования – геоэкологическая оценка состояния атмосферного воздуха города Калининграда методом лишеноиндикации в условиях загрязнения эвтрофицирующими веществами.

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

- выявить видовое разнообразие и провести анализ эпифитной лишенофлоры города Калининграда;
- провести лишеноиндикационное картирование городских территорий для оценки качества атмосферного воздуха с применением методики VDI 3957 Blatt 13 и VDI 3957 Blatt 18;

- оценить воздействие загрязнения воздуха на видовое разнообразие лишайников, биохимические и физиологические параметры индикаторного вида *Parmelia sulcata* Taylor;
- произвести оценку загрязнения городского атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами;
- выявить изменения химического состава коры деревьев-форофитов в условиях загрязнения атмосферного воздуха;
- оценить геоэкологический статус загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими соединениями в функциональных зонах Калининграда.

Научная новизна работы. Впервые выполнена оценка состояния атмосферного воздуха г. Калининграда с применением методов лишеноиндикации. Произведен комплексный анализ влияния загрязнения воздуха эвтрофицирующими соединениями на видовое разнообразие эпифитной лишенофлоры, физиологические и биохимические характеристики лишайников. Впервые для г. Калининграда выявлен видовой состав и структура лишайников, проведен ее подробный анализ. На территории региона было обнаружено три новых вида – *Punctelia jeckeri* (Roum.) Kalb, *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog и *Xanthomendoza fulva* (Hoffm.) Søchting, Kärnefelt & S. Kondr. В регионе установлены местообитания листоватого лишайника *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, считавшегося исчезнувшим. Установлено снижение видового разнообразия, изменения биохимических и физиологических параметров индикаторного вида лишайника *Parmelia sulcata* в условиях загрязнения атмосферного воздуха города.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты по трансформации видового разнообразия, распространения и экологии лишайников в условиях загрязнения городской воздушной среды существенно дополняют имеющиеся литературные сведения. Информация о распространении и экологии лишайников может быть использована при переиздании аннотированного списка лишайников и Красной книги Калининградской области, а также при составлении определителей и лишенологических обзоров, при чтении курсов лекций по дисциплинам для студентов биологических и географических специальностей. Результаты исследования внедрены в учебный процесс Института живых систем БФУ им. И. Канта и используются в курсах «Спецпрактикум по НИР», «Прикладная экология и конструирование экосистем» и при проведении учебных практик. Предложена апробированная методика использования содержания хлорофилла *a* в талломах *Parmelia sulcata* для оценки загрязнения атмосферного воздуха урбанизированных территорий эвтрофицирующими соединениями. Новые данные могут быть основой для разработки программы долговременного геоэкологического мониторинга состояния атмосферного воздуха г. Калининграда.

Методология и методы исследования. В процессе выполнения работы использовались как общенаучные (анализ, сравнение, классификация, эксперимент), так и специальные методы геоэкологических исследований – картографический, геохимический, статистический. Геоэкологическая оценка состояния атмосферного воздуха г. Калининграда проводилась с применением сопряженного анализа видового разнообразия эпифитной лишенофлоры, физиологических и биохимических параметров индикаторного вида *Parmelia sulcata* с применением современных методик лишеноиндикационного картирования (VDI 3957 Blatt 13, VDI 3957 Blatt 18) и физико-химических методов анализа – спектрофотометрии, элементного анализа, кондуктометрии, pH-метрии. Статистический анализ совокупности экспериментальных данных проводился с помощью программных средств: Microsoft Excel 2010, IBM SPSS Statistics Base. Визуализация пространственных данных осуществлялась с использованием ГИС-системы (Quantum GIS 2.18).

Положения, выносимые на защиту:

1. В городе Калининграде по сравнению с сопредельными фоновыми территориями наблюдается увеличение, как доли видов-индикаторов эвтрофикации от общего числа видов в квадрате исследования, так и среднего числа видов на одном дереве-форофите, и снижаются значения по данным показателям для референтных лишайников.

2. Увеличение содержания пигментов в талломе *Parmelia sulcata* на различных участках города с разным состоянием атмосферного воздуха наряду с относительно постоянным значением коэффициента феофитинизации хлорофилла, свидетельствует об отсутствии в Калининграде заметного влияния кислотных поллютантов на фотосинтетическую систему лишайника.

3. Различия в содержании хлорофилла *a* и его связь с уровнем азота в талломе *Parmelia sulcata* на участках с разным уровнем загрязнения воздуха, позволяет использовать содержание основного фотосинтетического пигмента в качестве тест-системы для проведения биоиндикационных исследований с целью оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами.

4. В условиях Калининграда физиолого-биохимические параметры *Parmelia sulcata* и видовое разнообразие эпифитных лишайников тесно связаны с воздействием автомобильного транспорта, что также определяет геоэкологический статус состояния функциональных зон города.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных результатов определяется использованием современных методик лишеноиндикационного картирования, аналитического оборудования и методик с высокой чувствительностью, применением статистических методов обработки данных и ГИС-технологий для визуализации.

Результаты диссертационного исследования были представлены на многих международных конференциях: XXI международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2014), Workshop über Biomonitoring mit Höheren Pflanzen (Линц, Австрия, 2017), Заседание рабочей группы Ассоциации немецких инженеров (VDI) NA 134-03-03-03 UA «Wirkungsfeststellung an Niederen Pflanzen» (Гиссен, Германия, 2017), Международная научная конференция, посвященная 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017), IV (XII) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге (2018), Международная научно-практическая конференция «Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование» (Керчь, 2018).

Публикации. По теме исследования опубликовано 12 работ, 4 из них – в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации. В журналах, входящих в библиографические и реферативные базы данных Scopus и Web of Science, опубликовано 5 работ.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы, включающего 371 наименование, в том числе 202 на иностранных языках. Общий объем работы – 204 страницы, включая 77 рисунков, 13 таблиц и 13 приложений.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н., профессору В.П. Дедкову за научное руководство работой на всем протяжении исследований, к.б.н., доценту Д.Е. Петренко – за формирование интереса к удивительным организмам – лишайникам. Благодарит за помощь в организации сборов полевого материала, написании статей, бесценные советы своих коллег и друзей: к.б.н., старшего преподавателя К.В. Чайку и к.б.н., доцента Л.Н. Скрыпник. Отдельная благодарность руководству и сотрудникам Института живых систем БФУ им. И. Канта, а также Д.А. Парфеновой за помощь в проведении лабораторных экспериментов и к.г.н., доценту Н.С. Белову за обучение работе в Quantum GIS. Автор признателен сотрудникам стипендиального фонда Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) за получение исследовательской стипендии и возможность стажировки в Германии. Реализация настоящей работы была бы невозможна без сотрудничества с удивительным специалистом и наставником – доктором, профессором У. Виндиш (Prof. Dr. rer. nat. U. Windisch), обучившим методам лишеноидики и предоставившей возможность выполнить данное исследование с использованием современного оборудования на базе Technische Hochschule Mittelhessen. Также благодарю своих немецких коллег – доктора, профессора У. Киршбаума (Prof. Dr. rer. nat. U. Kirschbaum) за помощь в определении лишайников, ценную научную литературу и

оборудование для тонкослойной хроматографии, доктора К. Дольника (Dr. C. Dolnik) и доктора М. Хенца (Dr. M. Henze) за обучение методу тонкослойной хроматографии, С. Эхенауер (S. Eichenauer) за помощь в проведении элементного анализа. Самые теплые слова благодарности выражаю своим родителям и близким за поддержку. Экспериментальная часть работы, описанная в главе 4, выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00149.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Лишайники как индикаторы атмосферного загрязнения

На протяжении более чем двух столетий, начиная с основополагающих работ Эрика Ахариуса, лишайники традиционно рассматривают как самостоятельный объект исследований в рамках отдельного научного направления – лихенологии, несмотря на то, что специалисты уже длительное время относят лишайники к царству грибов (*Fungi*) в качестве лихенизированных представителей [Флора ..., 2014].

К настоящему времени известно порядка 20 тысяч видов лишайников. Лишайники не являются самостоятельной систематической группой – это полифилетическая группа организмов, в которую включают представителей различных филогенетически обособленных групп грибов [Lichen biology, 2008; Флора ..., 2014]. Современной лихенологии известны полностью или практически полностью лихенизированные таксономические единицы (роды, семейства, порядки), тогда как некоторые другие грибные порядки, семейства и даже роды лихенизированы лишь отчасти. Наиболее обоснованным подходом можно считать отнесение лишайников к отдельной несистематической биологической группе грибов, выделяемой на основании трофических и физиолого-биохимических особенностей. Существуют значительные сложности в разграничении лишайников и нелихенизированных грибов, связанные с полибионтной природой лишайниковой ассоциации, различной степенью ее стабильности и лихенизации [Флора ..., 2014].

До настоящего времени отсутствует общепринятое определение термина «лишайник». С точки зрения современных представлений о биологии лишайников, наиболее полно отражает понимание термина, следующее определение: «Лишайник – обычно двух- или трехбионтная система, в состав которой обязательно входит мицелиальный микобионт, а также экстрацеллюлярно расположенный по отношению к микобионту одноклеточный или нитчатый фотобионт (водоросль и/или цианобактерия)» [Флора ..., 2014]. Основная часть таллома почти всегда образована микобионтом, лихенообразующим грибом, который в 98 % видов лишайников является аскомицетом (*Ascomycota*). Благодаря грибной составляющей, фотобионт защищён от интенсивного света, экстремальных температур и в некоторой степени – от засухи [Бязров, 2002; Lichen biology, 2008]. Фотосинтезирующие партнеры, занимающие менее 10 % массы таллома, могут размещаться как в одном слое, тогда слоевище называют гетеромерным, так и одинаково по всему слоевищу – гомеомерное слоевище. Фотобионт снабжает гриб органическим углеродом (сахара, спирты), который образуется в процессе фотосинтеза

[Головки и др., 2015]. В случае цианолишайников (фотобионтом у которых являются цианобактерии) – усваивают газообразный азот в результате азотфиксации [Шапиро, 1991].

Таким образом, таллом лишайников является относительно стабильной и хорошо сбалансированной симбиотической системой с гетеротрофным и автотрофным компонентами [Бязров, 2002; Лиштва, 2007; Lichen biology, 2008].

Несмотря на это, взаимоотношения в талломе могут быть более сложными и многокомпонентными, как, например, в случае участия в симбиозе нескольких видов лишенофильных грибов [Флора ..., 2014]. Более 150 лет лишайники рассматривались как ассоциация между единственным грибом, обычно, аскомицетом и фотосинтезирующим партнёром. Других микроорганизмов, находящихся в лишайниках, таких как, например, многочисленные бактерии или «дополнительные» виды грибов долгое время принимали за случайных паразитов или эндофитов [Petrini et al., 1990; U'Ren, 2010; Bates, 2012; Aschenbrenner et al., 2016], но утверждение «один гриб – один лишайник» редко подвергалось сомнению [Spribille et al., 2016]. Однако, стало известно, что в состав подавляющего большинства кустистых и листоватых лишайников, кроме аскомицета и фотобионта входит третий компонент — дрожжеподобный базидиомицет [Spribille et al., 2016]. Его клетки располагаются в наружной части верхнего коркового слоя, и от количества клеток дрожжей может зависеть морфология лишайника. Дрожжи-базидиомицеты встречаются во многих лишайниках, распространенных на значительной территории, и были найдены на шести континентах.

Симбиотическая природа дала возможность лишайникам, как «пионерам» биоценозов, поселяться в неблагоприятных условиях: на открытых незащищённых поверхностях – на выходах горных пород, стволах и ветвях деревьев, почве, и обеспечила устойчивость к экстремальным условиям существования – жизни в условиях пустынь, высокогорий и холодных полярных областей [Бязров, 2002; Лиштва, 2007; Флора ..., 2014].

В то же время комплексная симбиотическая ассоциация между микобионтом и фотобионтом сделала лишайники очень чувствительными к изменениям условий окружающей среды [Kirschbaum, Windisch, 1995; Insarov, Schroeter, 2002; van Herk et al., 2002; Lichen biology, 2008]. В отличие от споровых и сосудистых растений, у лишайников отсутствует кутикула, в связи с этим поллютанты могут свободно проникнуть в грибные гифы и клетки водорослей. Вещества, необходимые для жизнедеятельности симбионтов, поглощаются всем талломом, данный процесс происходит автономно без контроля симбионтов [Бязров, 2002; Shukla et al., 2014]. Также лишайники характеризуются низкой скоростью роста и, следовательно, регенерационные процессы после травм также происходят медленно. Помимо этого, они не останавливают процесс жизнедеятельности даже при низких температурах воздуха и поэтому восприимчивы к повреждению в зимние месяцы [Бязров, 2002; VDI, 2005].

На ранних этапах промышленной революции в Европе появились первые признаки загрязнения воздуха вследствие сжигания топлива. Так, более 200 лет назад английский натуралист, дед эволюциониста Чарльза Дарвина, Эразм Дарвин (Erasmus Darwin) заметил, что лишайники перестали произрастать около Медеплавильных заводов, расположенных к югу от города Амлук в Уэльсе (Великобритания) [Nimis, Purvis, 2002]. Последующая индустриализация производства, сжигание большого объема ископаемого топлива привели к проблеме атмосферного загрязнения, что не могло не сказаться на состоянии живых организмов. Постепенно натуралисты начали обращать внимание на исчезновение лишайников с индустриально развитых территорий. Так, например, в 1866 году лишенолог Вильям Нюландер (William Nylander) заметил снижение числа лишайников в Люксембургском саду в Париже, связав данный феномен с использованием новых видов топлива и газа для освещения улиц [Nylander, 1896; Бязров, 2002].

Но только в 1960-е годы, после того как диоксид серы (SO_2) – продукт сжигания топлива, был определен как важный фактор, влияющий на рост, распределение и состояние лишайников, во всем мире произошел экспоненциальный рост биомониторинговых исследований с их использованием [Nimis, Purvis, 2002].

Общепризнано, что на лишайники, помимо двуокиси серы, оказывает воздействие широкий спектр веществ и факторов, включая фтор, щелочную пыль, металлы и радионуклиды, хлорированные углеводороды, эвтрофикацию, «кислотные дожди» и климатические изменения [Kirschbaum, Windisch, 1995; Insarov, Schroeter, 2002; van Herk et al., 2002; Lichen biology, 2008].

Начиная с 60-х гг. XX века, на основе данных о видовом разнообразии, встречаемости и проективного покрытия лишайников были разработаны синтетические индексы для оценки качества воздуха: индекс полеотолерантности (I.P.), предложенный Х.Х. Трассом в 70 – 80-х годах прошлого века [Trass, 1973]; индекс атмосферной чистоты (I.A.P.), предложенный Ф. Ле Бланком и Д. Де Слугером [Le Blanc, De Sloover, 1970]; показатель качества воздуха (LGW), разработанный Союзом немецких инженеров [VDI, 1995; 2005] и индекс развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ - IDEL), разработанный в конце 90-х годов Л.Г. Бязровым [Бязров, 2002].

Уже более полувека лишайники активно используются в биомониторинговых исследованиях [Бязров, 2002]. Многие страны, в частности, Франция, Германия, Италия, Швейцария, Нидерланды и США используют лишайники для мониторинга воздействия загрязнения газообразными поллютантами и тяжелыми металлами, как на местном, так и на национальном уровнях [Nimis, Purvis, 2002]. Так, с применением методов лишеноиндикации была проведена оценка состояния окружающей среды на территории городов, областей и целых государств, например, в Кракове (Польша) [Slaby, Lisowska, 2012], в Баварии (Германия) [Windisch et al., 1996], в Новой Шотландии (Канада) [Cameron, 2002], в штатах Вашингтон,

Орегон и Калифорния (США) [Jovan, 2008], в Израиле [Garty et al., 2003]. В России к настоящему времени была выявлена и проанализирована флора лишайников, а также проведены лишеноидикационные исследования таких городов, как Барнаул [Терехина, 1995], Екатеринбург [Пауков, 2001], Москва [Бязров, 2002], Санкт-Петербург [Малышева, 2003, 2005а, 2005b], Тверь [Мейсурова, 2014], Воронеж [Мучник, 2004], Новосибирск [Седельникова, Свирко, 2003; Свирко, 2006; Романова, 2008], Иркутск [Лиштва, Вершинина, 2011], Кемерово [Романова, 2011, 2012], Ставрополь [Зеленская и др., 2012] и др.

Видовое разнообразие лишенобиоты является отличным показателем загрязнения атмосферной среды [Cislaghi, Nimis, 1997; Hawksworth, Rose, 1970; Kirschbaum, 2003; Franzen-Reuter, 2004]. Лишайники реагируют достаточно быстро на изменение количественных и качественных показателей воздуха. В случае положительных изменений воздушной среды, лишайники могут колонизировать городские и промышленные территории в течение нескольких лет. Это явление наблюдалось во многих регионах Европы [VDI, 2005].

Таким образом, можно выделить ряд причин, по которым лишайники стали удобным объектом для биоиндикации [Nimis, Purvis, 2002]:

- Лишайники произрастают повсеместно и в настоящее время растут во многих городах, что является прямым следствием снижения уровня загрязнения диоксидом серы.
- Они не имеют защитного физического барьера (кутикулы) и поглощают как питательные, так и загрязняющие вещества всей поверхностью таллома.
- Симбиотическая природа лишайников – если любой из партнеров будет поврежден загрязнением, это приведет к разрыву симбиоза и, в конечном счете, к гибели лишайника.
- Они не останавливают процесс жизнедеятельности в зимние месяцы, для мониторинговых исследований остаются доступными в течение всего года, в отличие от сосудистых растений.
- Многие виды лишайников способны накапливать высокие концентрации тяжёлых металлов без ущерба для жизнедеятельности, что позволяет осуществлять мониторинг в широких пределах.

1.2. Загрязнение окружающей среды химически активными формами азота

В последние годы загрязнение окружающей среды соединениями химически активного азота вызывает тревогу мирового сообщества. В настоящее время во многих областях мира наблюдается эффект эвтрофикации воздуха, связанный с поступлением в атмосферу большого

количества эвтрофицирующих соединений. К эвтрофицирующим соединениям относятся химически активные формы азота. Используемый в данной работе термин «химически активные формы азота» (английский вариант – reactive nitrogen, немецкий – Reaktiver Stickstoff), включает все биологически и фотохимически активные соединения азота в атмосфере и биосфере Земли. Таким образом, химически активные формы азота включают неорганические восстановленные формы азота – например, аммоний (NH_4^+) и аммиак (NH_3), неорганические окисленные формы – например, азотная кислота (HNO_3), нитраты (NO_3^-), оксиды азота (NO_x) и закись азота (N_2O), а также органические соединения – например, мочевина, амины и белки, в отличие от неактивного газа N_2 [Galloway et al., 2008]. В воздухе данные соединения находятся в растворенном виде и входят в состав твердых частиц. Данные формы азота являются крайне подвижными и трансформируются друг в друга. Эвтрофикация воздуха – результат выбросов промышленных и мусороперерабатывающих предприятий, сельскохозяйственного сектора, птице- и животноводческих ферм и автотранспорта [Galloway et al., 2008; Моклячук и др., 2014; Reaktiver Stickstoff..., 2015].

С каждым годом производство и эмиссия химически активных форм азота продолжает расти. В данном процессе преобладают сельскохозяйственные виды деятельности, но и использование ископаемых видов топлива вносит существенный вклад. С 1860 по 1995 год производство энергии и продуктов питания неуклонно возрастало, параллельно с этим создание химически активных форм азота также увеличилось с примерно 15 миллионов тонн азота в 1860 году до 156 миллионов тонн азота в 1995 году. За период с 1995 года по 2005 год темпы создания химически активных форм азота продолжили расти с 156 до 187 миллионов тонн азота в год [Galloway et al., 2008]. В настоящее время понимание роли химически активного азота и азотного цикла сместилось с того, как увеличить производство продуктов питания за счет внесения удобрений, на понимание того, что интенсификация сельского хозяйства наносит ущерб экологическим системам [Vitousek et al., 1997].

На глобальной уровне атмосферный перенос и последующее осаждение стали доминирующими процессами в распределении химически активных форм азота. Приблизительно 50 % общего осаждения азота из атмосферы составляют газообразные соединения – NO , NO_2 и NH_3 [Stulen et al., 1998]. По оценке 1995 года – 100 миллионов тонн химически активного азота в год выбрасывалось в атмосферу в виде оксидов азота и аммиака с последующим осаждением на поверхность Земли; к 2050 году это число будет составлять 200 миллионов тонн химически активного азота в год [Galloway et al., 2004]. Осаждение азота в экосистемы при условии отсутствующего антропогенного влияния обычно оценивается в 0,5 кг азота на один гектар в течение года [Dentener et al., 2006]. В настоящее время существуют крупные регионы мира, в которых средние показатели осаждения азота превышают 10 кг

азота/га·год, что на порядок больше по сравнению с естественными показателями. Согласно расчетам [Dentener et al., 2006; Galloway et al., 2008], к 2050 году данный показатель может удвоиться, при этом, в некоторых регионах осаждение может достигнуть 50 кг азота/га·год (рисунок 1).

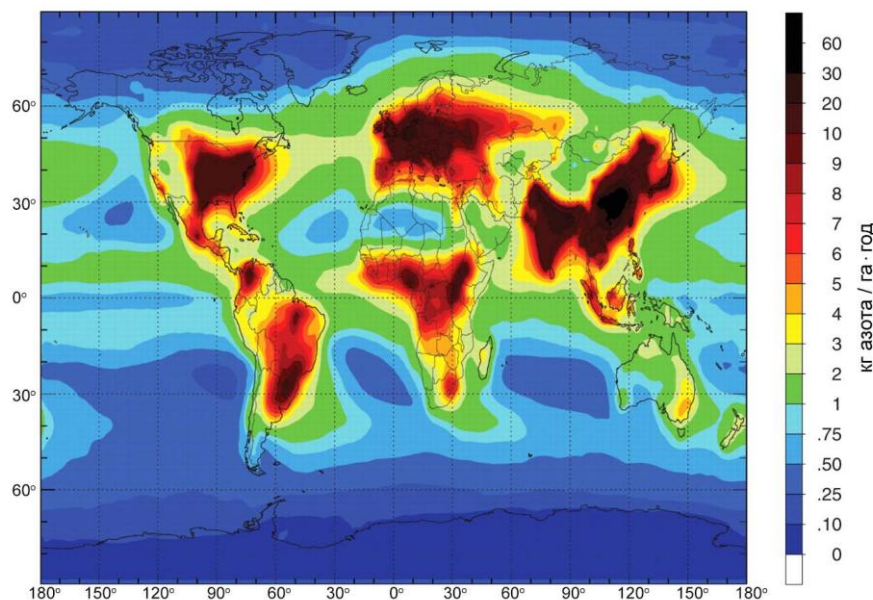


Рисунок 1 – Предполагаемое осаждение химически активных форм азота на основе глобальных выбросов (суммарно 105 миллионов тонн азота в год) [Galloway et al., 2008]

Из всех химически активных соединений азота аммиак является наиболее доступным источником азота для растений и одним из наиболее распространенных в естественных и незагрязненных районах [Krupa, 2003; Tozer et al., 2005]. В естественной среде атмосферная концентрация аммиака находятся в пределах от 0,02 мкг/м³ до 12 мкг/м³, но значительно повышается от 30 до 60 мкг/м³ вблизи животноводческих ферм или, например, при лесных пожарах, где концентрации может возрасти до 250 мкг/м³ [Fowler et al., 1998; Krupa, 2003; Tozer et al., 2005]. В атмосфере аммиак весьма лабильный и способен транспортироваться на расстояния до 10 км при коротком сроке жизни – от 2,8 ч до 4 дней. Аммиак в атмосфере легко реагирует с оксидами серы и азота с участием атмосферного кислорода и воды, в результате образуются соли аммония – сульфата аммония (NH₄)₂SO₄ или нитрата аммония NH₄NO₃. Соли аммония осаждаются в виде влажных или сухих выпадений в непосредственной близости от эмитента, либо остаются в атмосфере во взвешенном состоянии и переносятся на несколько сотен километров [Asman, 1998; Krupa, 2003].

Существует множество природных и антропогенных источников эмиссии аммиака в атмосферу, причем сельское хозяйство является преобладающим [Krupa, 2003]. Еще одним весомым источником аммиака является автомобильный транспорт. В автотранспорте с трехходовым катализатором при редукции оксидов азота образуется побочный продукт –

аммиак [Suarez-Bertoa et al., 2014]. В городах и в непосредственной близости от автодорог были определены высокие концентрации NH_3 [Kirchner et al. 2002; Wang et al., 2015; Fenn et al., 2018], например, в Риме (Италия) среднесуточная концентрация аммиака в воздухе варьировала в пределах 13,5 до 21,6 мкг/м^3 по сравнению с сельской местностью – 1,2 до 3,9 мкг/м^3 [Perrino et al., 2002; Perrino et al., 2004].

Соли аммония являются важным компонентом так называемых вторичных аэрозолей (образующихся в атмосфере), которые, в свою очередь, составляют до 50 % твердых частиц, что считается особенно вредным для здоровья человека. Влажные и сухие осаднения аммиака и солей аммония приводят к чрезмерному удобрению почв, не содержащих питательных веществ (эвтрофикация почв), и, вследствие бактериальной конверсии аммония в нитрат, происходит подкисление почв. В дополнение к этому, осаднение данных веществ приводит к фитотоксическому эффекту, а также вносит большой вклад в подкисление лесных экосистем [Fangmeier et al., 1994; Carter et al., 2017].

Выбросы оксидов азота (NO_x) образуются как в результате естественных процессов и явлений, так и в результате деятельности человека: сжигания топлива – присутствуют в выхлопах газотурбинных установок, котлов электростанций, автотранспорта и прочих устройств. По некоторым оценкам на долю автотранспорта приходится более чем 50 % всех выбросов вследствие непрерывно растущего числа автомобилей и вопреки усиленному применению трехходовых катализаторов [Jonson et al., 2017]. Имеются значительные различия в выбросах NO_2 между регионами, отдаленными от интенсивного автомобильного трафика, и городскими агломерациями. В городах ежегодные регистрируемые средние значения содержания в воздухе диоксида азота колеблются от 30 до 60 мкг/м^3 , вблизи крупных автомагистралей концентрация может достигать 80 мкг/м^3 . В атмосфере оксиды азота, реагируя с водой, образуют азотную кислоту и являются причиной образования кислотных осадков.

В России проблема загрязнения атмосферного воздуха химически активными формами азота также остро выражена, особенно в районах с развитым сельским хозяйством и животноводством, в городах с высокой транспортной нагрузкой, на территориях, где размещаются предприятия по производству сельскохозяйственных удобрений. Так, например, согласно обзору состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2016 год [Обзор состояния..., 2017], среднегодовые концентрации оксида азота, диоксида азота, взвешенных веществ в атмосферном воздухе городов составляли: NO – 20 мкг/м^3 , NO_2 – 32 мкг/м^3 и взвешенных веществ – 111 мкг/м^3 . В свою очередь, среднегодовые концентрации диоксида серы были заметно ниже – 7 мкг/м^3 . В то же время во влажных выпадениях на территории России доминируют сульфат ионы в пределах 0,51 – 1,45 $\text{т/км}^2 \cdot \text{год}$ (таблица 1). Несмотря на это, среднее за год выпадение общего азота (сумма нитратного и аммиачного

азота) вносит весомую долю ($0,32 - 1,28 \text{ т/км}^2 \cdot \text{год}$) в загрязнение атмосферного воздуха в России (таблица 1).

Таблица 1 – Выпадения серы и азота с осадками по Федеральным округам России в 2016 году [Обзор состояния..., 2017]

Название округа	Средние за год выпадения, $\text{т/км}^2 \cdot \text{год}$			
	сера сульфатная	азот нитратный	азот аммиачный	азот общий
Северо-Западный федеральный округ	0,56	0,17	0,15	0,32
Центральный федеральный округ	0,81	0,39	0,31	0,70
Приволжский федеральный округ	1,02	0,38	0,34	0,72
Южный федеральный округ	0,55	0,36	0,22	0,58
Северо-Кавказский федеральный округ	0,63	0,50	0,78	1,28
Уральский федеральный округ	0,51	0,21	0,18	0,39
Сибирский федеральный округ	1,45	0,17	0,21	0,38
Дальневосточный федеральный округ	0,88	0,19	0,23	0,42
Крым	0,84	0,27	0,14	0,41

В связи с тем, что численность населения неуклонно растет и постоянно нуждается в сельскохозяйственной продукции, которую можно вырастить в достаточном количестве только с применением химических удобрений (производство и выброс химически активных соединений азота за последние 30-40 лет увеличился на 120 %), будущее снижение азотного загрязнения видится практически невозможным на данном этапе развития науки и технологий. В этом кроется существенное различие между загрязнением химически активными формами азота и загрязнением оксидами серы или загрязнением тяжелыми металлами, которые нивелируются с увеличением уровня технического развития [Galloway et al., 2008; Nauck, 2010; Моклячук и др., 2014].

Химически активные формы азота влияют на климат, химию атмосферы, состав и функционирование наземных и водных экосистем, приводя к эвтрофикации [Galloway et al., 2008; García-Gómez et al., 2014; Carter et al., 2017]. Повышенное осаждение азота может стимулировать рост растений в регионах, где присутствует ограничение по азотному питанию и вызывать значительное поглощение CO_2 в экосистемах северного полушария [Stevens et al., 2016; Choudhary et al., 2016; Carter et al., 2017]. Исследование реакций экосистем на повышенные уровни химически активных форм азота является одной из первоочередных задач для понимания актуальных процессов в биосфере и потенциальных изменений в будущем.

1.3. Воздействие химически активных соединений азота на лишайники

Оценивая влияние азота на экосистемы, важно понимать, что существуют и другие поллютанты, например, оксиды серы или озон, а также другие экологические факторы, в частности, изменения климата, оказывающие влияние или действующие синергично с химически активными соединениями азота. При изучении постоянных азотных осадений, необходимо учитывать, что экосистемы реагируют на совокупность воздействий окружающей среды, а не только на отдельные факторы [Clark et al., 2017; Carter et al., 2017].

Азот является важным биологическим макроэлементом, незаменимым элементом для всех живых организмов, входит в состав белков (16—18 % по массе), аминокислот, нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, хлорофилла, гемоглобина и других основных веществ [LeBauer, Treseder, 2008]. Ранее содержание азота для большинства организмов наземных и водных экосистем было относительно низким, но антропогенное воздействие на азотный цикл значительно повысило содержание химически активных соединений азота в биосфере по сравнению с доиндустриальным уровнем. Попадая в организм в более высоких, чем требуется дозах, данный элемент берет на себя роль загрязнителя (токсиканта), что ведет к физиологическим расстройствам [Carter et al., 2017].

Существует четыре основных механизма влияния химически активных форм азота на наземные экосистемы и лишайники в частности [Bobbink et al., 2010]:

- прямая токсичность газов и аэрозолей для отдельных видов;
- изменение видового разнообразия растений вследствие эвтрофикации;
- воздействие, возникающее вследствие смещения кислотно-основных свойств субстрата, за счет осадения восстановленных (аммиак и аммоний) или окисленных (оксиды азота, нитраты) форм азота;
- повышенная восприимчивость к вторичным стрессовым факторам.

1.3.1. Реакция лишайнобиоты на эвтрофикацию

Главным механизмом, который влияет на лишайнобиоту, является прямая токсичность химически активных форм азота. Поскольку лишайники являются симбиотическими организмами, важно определить, как партнеры в отдельности, а также и при совместном существовании, реагируют на увеличение осадения химически активных форм азота [Carter et al., 2017].

Так как у лишайников отсутствует кутикула и вся поверхность открыта для диффузии любого химического вещества, находящегося в воздухе, в осадках или на поверхности субстрата, они способны накапливать различные соединения [Crittenden, 1998; Бязров, 2002]. Лишайники очень чутко реагируют на повышение уровня эвтрофицирующих соединений в атмосферном воздухе, что особенно хорошо документировано для видов-эпифитов [Hauck, 2010]. В умеренной зоне Европы известны виды-индикаторы (нитрофиты), для которых повышенные уровни азота благоприятны [Wirth, 2010]. Это такие виды, как *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Ph. nigricans* (Flörke) Moberg, *Physcia adscendens* H. Olivier, *P. tenella* (Scop.) DC., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *X. candelaria* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieberg и др., встречаемость, проективное покрытие, обилие которых с повышением уровня эвтрофицирующих соединений на конкретной территории возрастает [Søchting, 1995; van Dobben, Ter Braak, 1998; van Herk, 1999; van Herk et al., 2003; Sparrius, 2007; Pinho et al., 2008]. Данные виды лишайников, как правило, произрастают в хорошо или умеренно освещенных местообитаниях и замещают ацидофитные и субнейтрофитные сообщества эпифитов [Wirth, 1995; VDI, 2005]. Толерантные к диоксиду серы ацидофиты обычно не выдерживают повышенный уровень аммония в связи с тем, что излишек последнего увеличивает pH субстрата [van Dobben, de Bakker, 1996; van Dobben, ter Braak, 1999]. Эпифитные лишайники, произрастающие в затененных местах обитания, например, в широколиственных лесах на коре бука или в трещинах коры старовозрастных деревьев, особенно чувствительны к эвтрофикации [Hauck, Wirth, 2010]. К таким лишайникам, например, относятся виды альянса *Graphidion scriptae*, которые предпочитают гладкую кору бука и граба в затененных и влажных местообитаниях или альянса *Calicion viridis*, поселяющихся в защищенных от дождя бороздках коры дуба и ясеня [Wirth, 1995]. Лишайники, произрастающие в данных местообитаниях, не замещаются нитрофитными видами, для которых требуются хорошо освещенные и достаточно увлажненные местообитания. По-видимому, сообщества *Graphidion* и *Calicion*, подверженные воздействию избыточного количества азота, распадаются и заменяются свободноживущими зелеными водорослями [Hauck, 2010]. В полевых экспериментах было показано [Brown, Tomlinson, 1993], что искусственное распыление на стволы деревьев, как аммония, так и нитратов, способствовало распространению эпифитных свободноживущих водорослей.

Существует и альтернативное мнение. В некоторых работах описывается эффект осмотического стресса, вызываемый солью – нитратом аммония. Также высказываются гипотезы о том, что лишайники, которые принято считать нитрофитами, в большей степени являются галофитами и ксерофитами, способными существовать в условиях засушливого климата в комбинации с засолением субстрата [Frahm, Janßen et al., 2009]. Согласно исследованиям немецкого ботаника Яна-Петера Фрама, нитрат аммония, содержащийся в

высоких концентрациях в виде мелких частиц в атмосфере вдоль крупных автомобильных дорог, осаждаясь на поверхность лишайников при высокой влажности воздуха или во время осадков, действует как концентрированный раствор соли – вытягивает влагу из таллома. Наряду с нитратом аммония, таким же эффектом на урбанизированных территориях обладает и хлорид натрия, используемый в качестве противогололёдного реагента на автомагистралях [Frahm, Janßen et al., 2009; Frahm et al., 2009].

1.3.2. Толерантность лишайников к аммоний

Лишайники хорошо поглощают аммоний, что было показано как в лабораторных экспериментах [Miller, Brown, 1999], так и в естественных местообитаниях [Tozer et al., 2005]. Лишайники поглощают ионы аммония гораздо быстрее, чем окисленные формы, из этого следует, что реакции лишайников на загрязнение азотом могут зависеть от соотношения восстановленных и окисленных форм азота [Hogan et al., 2010]. Согласно исследованиям, проведенным в земле Хессен (Германия), в городах частицы пыли содержат до 25-50 % сульфата и нитрата аммония, а, следовательно, содержат весомую часть биодоступного азота [Dämmgen et al., 2010; Dämmgen, Flessa, 2014]. Поскольку лишайники в апопласте обладают многочисленными катионообменными участками, которые в основном состоят из карбоксильных и гидроксильных фрагментов, значительное количество ионов аммония связано с внеклеточным пространством таллома, что делает возможным свободное вымывание ионов аммония из таллома в окружающую среду. Было показано, что из-за критического увеличения осаждения эвтрофицирующих форм азота лишайник не погибал, по-видимому, из-за того, что дождь вымывал соединения азота из лишайника [Miller, Brown, 1999; Geiser et al., 2010]. Установлено [Gaio-Oliveira et al., 2001], что нитрофитный лишайник *Xanthoria parietina* обладает более низкой внеклеточной обменной способностью катионов по сравнению с не устойчивыми к азотному загрязнению видами *Evernia prunastri*, *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale и *Ramalina fastigiata* (Pers.) Ach. В этой связи *Evernia prunastri* поглощала значительно больше аммония из раствора нитрата аммония, чем *Xanthoria parietina* [Gaio-Oliveira et al., 2005a].

Поскольку внутриклеточный аммоний обладает цитотоксичным эффектом, для нейтрализации его необходимо быстро превращать в аминокислоты [Hauck, 2010]. Поэтому высокая активность глутаминсинтетазы и глутаматдегидрогеназы имеет решающее значение для достижения устойчивости к высоким концентрациям аммония [Cruz et al., 2006]. У лишайников локализация и активность данных ферментов была исследована в основном на примере азотфиксирующих цианолишайников [Rai et al., 1983; Hallbom et al., 1986; Janson et al.,

1993; Yamamoto et al., 1994]. Для ассимиляции аммония требуются углеродные скелеты [Palmqvist et al., 2008]. Способность лишайников обеспечить достаточное количество углеродных скелетов схожа с толерантностью сосудистых растений к аммонии [Hauck, 2010]. Имеется предположение [Munzi et al., 2017], что избыток азота в талломе толерантных видов (*Xanthoria parietina* и *Parmotrema hypoleucinum* (Steiner) Hale) может быть частично использован микобионтом для образования хитина. Перераспределение азота от микобионта к фотобионту приводит к увеличению концентрации хлорофилла и, как следствие, увеличению фотосинтетической способности [Palmqvist et al., 1998; Gaio-Oliveira et al., 2005b, Palmqvist, Dahlman, 2006]. Замечено различие в темпе роста фотобионта по сравнению с микобионтом, ответственным за структуру и стабильность таллома, что снижает устойчивость лишайников [Пауков, 1999, 2001; Johansson et al. 2011, 2012]. Так, например, у листоватого лишайника *Parmelia sulcata* в центральной части Екатеринбурга по сравнению с фоновой зоной выявлено двукратное увеличение водорослевой зоны, с уменьшением толщины верхней коры и сердцевины [Пауков, 1999, 2001]. Лишайники ацидофиты, которые способны выдерживать умеренное количество аммония, такие как *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и *Platismatia glauca* (L.) Culb. & C. Culb., имеют ограниченный потенциал для компенсации повышенных уровней аммония с более высокой ассимиляцией углерода [Dahlman et al., 2003], тогда как нитрофитные виды, например *Xanthoria parietina*, увеличивают свою фотосинтезирующую способность даже при высоких концентрациях аммония, при которых ацидофиты не могут существовать [Gaio-Oliveira et al., 2005b]. Но в то же время длительное воздействие очень высоких концентраций аммония может снизить жизнеспособность как микобионта, так и фотобионта (зеленой водоросли *Trebouxia*) у лишайника *X. parietina* [Gaio-Oliveira et al., 2004]. Было показано, что полиамины играют важную роль в аммонийной толерантности у лишайников, что также характерно для сосудистых растений [Evans, Malmberg, 1989; Chen, Kao, 1996]. Дополнительная обработка полиаминами (путресцином, спермином и спермидином) снижали чувствительность *E. prunastri* к аммонии, в то время как ингибиторы полиаминов снижали толерантность *X. parietina* [Pirintsos et al., 2009; Munzi et al., 2009]. Таким образом, можно сказать, что у лишайников существует положительная ответная реакция между содержанием азота и фотосинтезом, которая лимитирована видоспецифичным уровнем толерантности к избыткам азота.

1.3.3. Толерантность лишайников к нитратам

Ранее было показано, что поглощение нитратов лишайниками в лабораторных условиях из чистых солевых растворов менее эффективно по сравнению с аммонием [Dahlman et al., 2002, 2004; Gaio-Oliveira et al., 2005a; Palmqvist, Dahlman, 2006]. Остается невыясненной эффективность поглощения нитратов из смешанных растворов с различными соединениями азота [Nauck, 2010]. В полевых условиях было показано поглощение нитратов эпифитными лишайниками из дождевых потоков на стволах деревьев [Levia, 2002].

В исследованиях, проведенных в хвойных лесах Германии и в штате Нью-Йорк, было показано, что высокие концентрации нитратов в дождевых потоках на стволах деревьев приводили к снижению численности ацидофитного лишайника *Hypogymnia physodes* [Nauck, Runge, 2002; Nauck et al., 2002; Schmull et al., 2002]. Ежедневная обработка лишайника *H. physodes* растворами нитрата калия (KNO_3) в течение одной недели, привела к снижению концентрации хлорофиллов *a* и *b*, что объясняет корреляцию между снижением численности данного вида лишайника и содержанием нитратов в дождевых потоках [Schmull et al., 2002]. В то же время при обработке нитратами *H. physodes*, содержание эргостерола не изменялось, что указывает на более высокую толерантность микобионта, чем фотобионта [Nauck et al., 2007]. В целом ассимиляция нитрата происходит тем же способом, что и аммония. Затраты на восстановление нитрата через нитрит до аммония, суммируются с метаболическими издержками ассимиляции аммония, что делает ассимиляцию нитратов для лишайников энергетически менее выгодной. Активность нитратредуктазы, фермента, отвечающего за восстановление нитрата до нитрита у лишайников, изучалась во многих работах [Shapiro, 1983; Avalos, Vicente, 1985; Shapiro, Nifontova, 1991]. Выявлено, что вторичные метаболиты (депсидоны) лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. стимулируют активность нитратредуктазы [Shapiro, 1985; 1987].

В засушливом климате Лос-Анджелеса, где окислы азота и производные – O_3 и H_2NO_3 , которые образуются в процессе фотохимических реакций, являются основными поллютантами, было показано, что численность лишайников *Ramalina menziesii* Taylor уменьшается с увеличением осаждения нитратов [Boonpragob, Nash, 1991]. Также, в экспериментах было установлено, что при фумигации *Ramalina menziesii* азотной кислотой, концентрациями, которые наблюдаются в загрязненных районах Лос-Анджелеса, происходит снижение содержания хлорофилла и уменьшение фотосинтетической способности. Авторы высказали предположение, что повреждение лишайников в воздушном бассейне Лос-Анджелеса, которое изначально связывали с озоном, может быть вызвано азотной кислотой [Riddell et al., 2008].

Таким образом, в зависимости от вида лишайника и ряда климатических факторов, увеличение осаждения азота в виде оксидов может нанести ущерб способности лишайников фотосинтезировать за счет окисления пигментов [Johansson et al., 2011, Paoli et al., 2015]. В результате окисления удаляется центральный ион магния из молекул хлорофилла, создавая феофитин – вспомогательный пигмент. Образование феофитина происходит быстрее в сухих условиях. Предполагается, что климатические факторы окружающей среды могут оказывать влияние на эффекты подкисления, вызванные химически активными соединениями азота [Riddell et al., 2008].

Последствие окисления пигментов заключается в том, что лишайники теряют способность фиксировать углекислый газ и переводить в углеводы и спирты, тем самым ограничивая способность обоих симбиотических партнеров выполнять основные метаболические процессы, такие как восстановление клеток и клеточных структур, рост, и размножение [Riddell et al., 2008]. Снижение фотосинтетической способности также ограничивает количество углеродных скелетов, доступных для ассимиляции аммония в другие метаболические соединения, например, аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты и т.д.

Кроме того, высокий уровень влажности может играть защитную роль при высоких уровнях осаждения соединений азота, позволяя лишайникам оставаться в физиологически активном состоянии и метаболизировать азот в менее вредные формы, предотвращая их накопление в талломе. Температурный режим также может играть важную роль в данном процессе, так как непосредственно влияет на водный режим таллома и уровень обмена веществ [Adam, 2017; Carter et al., 2017]. Существует мнение о том, что лишайники адаптированы к осаждению химически активных форм азота в сухом климате лучше, чем во влажном [Root et al. 2015]. Засуха обостряет чувствительность лишайников к азоту, так как осажденный азот действует подобно соли в сухом состоянии, «вытягивая» влагу из клеток лишайника [Frahm, 2013].

Несмотря на многочисленные исследования, остается много пробелов в научном понимании того, как лишайники реагируют на увеличение осаждений реактивных форм азота. Расширение знаний этих механизмов может помочь в разработке прогнозов реакций организмов на те или иные изменения в экосистеме [Nauck, 2010; Carter et al., 2017].

1.3.4. Лихенофлора урбоэкосистем в условиях изменения характера загрязнения атмосферы

Развитие промышленности на рубеже XIX – XX века привело к сильному загрязнению атмосферного воздуха, что вызвало изменение видового состава эпифитной лихенофлоры, вплоть до полного исчезновения лишайников с урбанизированных территорий [Trass, 1973; Трасс, 1985; Бязров, 2002; Малышева, 2005а, 2005b; Инсаров и др., 2010]. Это было связано с прямым воздействием поллютантов на биохимические и физиологические процессы в лишайниках (в разделе 1.3.1 – 1.3.3) и косвенным – изменением физико-химических параметров субстрата [Бязров, 2002]. Загрязнение воздуха оксидами углерода, серы, азота, и выпадение в виде кислотных осадков, привело к изменению pH-коры деревьев [VDI, 2005]. Так, например, кислотность коры деревьев нейтральных и субнейтральных в естественных условиях, была снижена до такой степени, что удовлетворяла потребностям ацидотолерантных видов (*Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb.) [Wirth, 2010]. Кроме того, в городах разнообразие нейтрофилов было сведено к нескольким видам рода *Physcia* (Schreb.) Michaux и *Parmelia* Ach. [VDI, 2005].

В последней четверти XX века концентрации кислотных загрязнителей в атмосферном воздухе, благодаря увеличению уровня технического развития, начали снижаться. В то же время, влияние эвтрофирующих соединений (химически активных форм азота) возросло (в разделе 1.2). Сокращение влияния кислотных загрязнителей было ускорено за счет увеличения концентрации химически активных форм азота, повышающих величину pH-коры и эффекта «удобрения», способствующим распространению нитрофитов (van Herk, 1999, 2001, 2002а, 2002b; Инсаров, Мучник, 2007; Инсаров и др., 2010). В течение небольшого промежутка времени ацидофитные виды в городах показали признаки восстановления, когда pH-значения коры начали расти, но это явление вскоре нивелировалось, так как некоторые из ацидофитов нетерпимы к высокому содержанию азота, а также – к высокой конкуренции со стороны нитрофитов. По этим причинам с конца прошлого века наблюдается устойчивое снижение ацидофитов на территориях с высоким уровнем осаждения химически активных соединений азота (рисунок 2).

В связи с этим виды-нитрофиты получили преимущества в колонизации урбанизированных территорий пропорционально тому, как уменьшалось влияние кислотных загрязнителей и, одновременно, увеличивалось содержание эвтрофирующих соединений в воздухе [Asta et al., 2002; VDI, 2005].

Таким образом, в конце XX века в городах произошло качественное и количественное изменение загрязняющих атмосферный воздух веществ: концентрации диоксида серы снизились и возросли концентрации эвтрофирующих соединений.

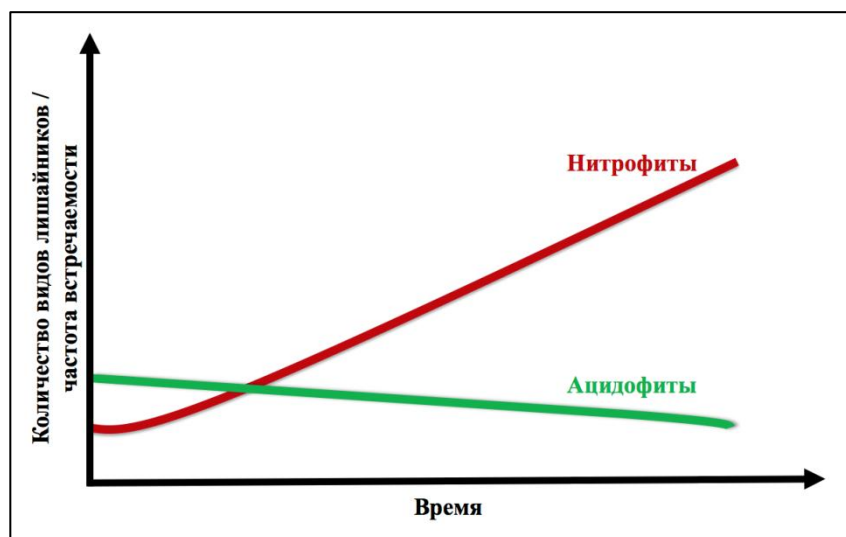


Рисунок 2 – Развитие видов лишайников на коре деревьев с субнейтральной и нейтральной реакцией при изменении условия загрязнения атмосферы [VDI, 2005]

1.4. Геоэкологическая характеристика Калининградской области

1.4.1. Географическая характеристика

Калининградская область расположена на западной окраине Восточно-Европейской равнины, у юго-восточного побережья Балтийского моря, между $19^{\circ}38'$ и $22^{\circ}52'$ восточной долготы и $54^{\circ}19'$ и $55^{\circ}19'$ северной широты. С севера и востока Калининградская область граничит с Литовской Республикой (протяженность границы более 280 км), с юга проходит граница с Республикой Польша (протяженность границы порядка 232 км), с запада омывается водами Балтийского моря. Протяженность области с запада на восток составляет 205 км, с севера на юг примерно 108 км [Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006; Калининградская область..., 2016].

Площадь области составляет 15125 км², из которых 1720 км² — площадь российской части Куршского и Вислинского заливов. Значительная часть земель осушается – 10479 км² или 79,8 % от общей площади [Алексеев и др., 2004].

На территории области присутствует густая сеть транспортных магистралей: примерно 7,5 тыс. км автомобильных дорог, 756 км железных дорог и 352 км внутренних судоходных путей [Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006; Государственный доклад..., 2017].

Калининградская область после распада СССР является полуэксклавом России, не имеющим с основной территорией страны общей сухопутной границы, но соединенным с ней морем. Входит в состав Северо-Западного федерального округа. В Калининградской области 22

муниципальных образования, среди которых 19 городских округов и три муниципальных района. Территория Калининградской области достаточно урбанизирована, здесь насчитывается 1096 сельских населенных пунктов, 6 поселков городского типа и 22 города. Административным центром Калининградской области является город Калининград (бывший Кенигсберг, основанный в 1255 году). Среди промышленных центров области можно отметить такие города, как Калининград, Советск, Черняховск, Гусев, Светлый [Государственный доклад..., 2017].

По данным 2017 года, население области составляет 986261 человек. К крупным городам области относятся Балтийск (36,6 тыс. чел.), Гусев (37,6 тыс. чел.), Советск (40,5 тыс. чел.), Черняховск (47,5 тыс. чел.) и Калининград (467,3 тыс. чел.) [Государственный доклад..., 2017].

1.4.2. Геология и рельеф

Калининградская область располагается в юго-восточной части Балтийской синеклизы – крупного прогиба в пределах Русской платформы. Данная геологическая особенность в целом определяет равнинный характер поверхности (порядка 70 % площади области) с преобладающими абсолютными высотами 20 – 50 м. Несмотря на это, область характеризуется большим разнообразием рельефа. В геологическом плане региону свойственно этажное строение – фундамент залегает на глубинах 1200 – 4000 м и образован несколькими метаморфическими и интрузивными комплексами. Верхний структурно-тектонический этаж сложен осадочными образованиями палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Платформенный чехол перекрывают четвертичные ледниковые и современные отложения, нивелирующие неровности дочетвертичного рельефа [Орленок и др., 1998; Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

На территории региона образовались платообразные возвышения — Виштынецкая возвышенность (максимальная высота 242 м — самая высокая точка во всей области), Вармийская (с максимальной высотой 190 м над уровнем моря) и Самбийская возвышенность с высотами более 50—60 м. На остальной территории Калининградской области высота над уровнем моря не поднимается более 50 м, при этом, часть территории сложена грядами и холмами ледникового происхождения [Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

Основным фактором, который формировал рельеф, были ледники, периодически наступавшие со стороны Скандинавии. Плейстоценовые периоды оледенения внесли существенный вклад в формирование рельефа, созданного экзогенными факторами.

Современный рельеф в большей степени был образован последним Валдайским оледенением, что подтверждается широко распространенными на территории области ледниково-аккумулятивными формами рельефа. При отступании ледника, морена, которая в основном состояла из смеси валунов, песка, глины и щебня, образовала холмисто-западинный рельеф – моренные холмы и понижения между холмами. Такой тип рельефа характерен для юго-востока региона и встречается в Озерском и Нестеровском районах [Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

После окончания Валдайского оледенения одним из наиболее важных факторов образования рельефа региона были флювиальные процессы. Рельефообразующее действие рек и ручьев создало сеть речных долин и привело к эрозионному образованию равнинной поверхности. В долинах создавались поймы, а также накапливались аллювиальные илистые и песчаные отложения, террасы формировались на склонах долин [Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

В создании рельефа Калининградской области немаловажную роль сыграли береговые эоловые и абразионно-аккумулятивные процессы. В условиях изменяющегося уровня моря данные процессы определили положение берегов Калининградского полуострова с береговыми пляжами и обрывами, которые за последние шесть тысяч лет отступили под действием волн более чем на четыре километра. Так, песчаные косы – Куршская и Вислинская образовались благодаря вдольбереговым патокам, в поперечном профиле которых можно выделить: пологий морской пляж шириной до пятидесяти метров, авантюны шириной до трехсот и высотой до семнадцати метров, центральную равнину шириной порядка двух километров и высотой до шести метров и прилагунную дюнную гряду до 1100 метров шириной и высотой до 38 метров на Вислинской и до 60 метров на Куршской косе [Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

Таким образом, рельеф области отличается большим разнообразием и представляет собой холмистую низменность, пересеченную многочисленными низинами, реками, озерами, болотами и лесами.

1.4.3. Климат

Климат области определен в большей степени влиянием воздушных масс, которые образуются над Атлантикой, а также непосредственной близостью Балтийского моря. Воздушные массы над территорией области образуются редко и не задерживаются долгое время, что объясняет частую смену погоды. Балтийское море играет роль аккумулятора тепла –

несколько снижает жару летом и смягчает холод зимой. В целом климат Калининградской области относительно теплый и влажный [Орленок и др., 1998; Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

Солнечная радиация является одним из основных климатообразующих факторов региона. Суммарный возможный годовой приход солнечной радиации составляет порядка 5600 МДж/м². В свою очередь частая облачность уменьшает на 50—60 % приход прямой солнечной радиации, но происходит увеличение в полтора раза прихода рассеянной радиации. Таким образом, годовой приход прямой и рассеянной радиации составляет примерно 3400 МДж/м² [Борисов, Баринава, 1972; Борисов, 1972; Орленок и др., 1998].

Средняя годовая температура в Калининградской области варьирует с 6,5 °С на северо-востоке области до 7,5 °С на юго-западе. Самым холодным месяцем в году является январь, со средними температурами от -3° до -5°С. Самый теплым месяцем является июль, средние температуры варьируют в пределах 17 – 18°С. Зима на территории Калининградской области непродолжительная, выпадает мало снега, часто случаются оттепели и дожди. Лето, как правило, прохладное, выпадает большое количество осадков, осень продолжительная и сравнительно теплая. Безморозный период на территории области варьирует от 160 до 190 дней. От 144 до 154 дней в году приходится на период, когда среднесуточная температура устанавливается выше 10°С [Литвин и др., 1999].

Анализ динамики метеорологических данных по Калининградской области за период с 1960 по 2010 год показал весомое увеличение среднегодовой температуры воздуха на 1,7°С, что является подтверждением регионального потепления климата. Также отмечается тенденция увеличения среднегодовых осадков на 130 мм к 2010 году по сравнению с 1960 годом [Зотов, Воропаев, 2015].

В целом годовое количество осадков варьирует от 600 до 740 мм. Летом осадков выпадает больше, по сравнению с зимой, а осенью больше чем весной. Максимальное количество осадков – до 100 мм выпадает в июле и августе, а минимальное (35—55 мм) в конце зимы и в апреле-мае. Количество дней с осадками существенно колеблется: от 2 – 3 до 27 – 28 дней в месяц. Для региона характерно наличие высокой влажности воздуха: зимой в среднем достигает 85 %, а летом – 60 % [Борисов, Баринава, 1972; Борисов, 1972; Литвин и др., 1999; Калининградская область..., 2016].

Для Калининградской области характерна зависимость ветрового режима от развития барических ветров над Европой и Атлантикой. Наблюдаются сезонные различия по направлению и скорости ветра. В весенний период ветровой режим настолько неустойчивый, что трудно определить его преобладающее направление. В летний период, с июня по август, преобладают западные и северо-западные ветры. Для осени характерно преобладание южных

ветров. Ветровой поток в это время характеризуется большой устойчивостью. Зимой дуют ветры с неустойчивым потоком – южные и юго-западные. Для области средняя скорость ветра составляет от 5 – 6 метров в секунду на Куршской и Вислинской косе и вдоль побережья Балтийского моря, в восточных и южных районах области чуть меньше. В отдельные годы над областью проносятся ураганные ветры со скоростью 40 – 45 метров в секунду [Литвин и др., 1999].

1.4.4. Почвы

Особенности почвенного покрова Калининградской области сформировались как результат взаимодействия почвообразующих пород, гидротермического режима, рельефа и биоты. Нынешний почвенный покров характеризуется большой мозаичностью и пестротой. Мозаичность связана с рельефом, разнообразием почвообразующих пород, растительностью, режимом увлажнения и длительным антропогенным воздействием. На сельскохозяйственных землях в результате мелиорации, удобрения и посева многолетних трав в настоящее время преобладает дерновый процесс [Завалишин, Надеждин, 1961; Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

В пределах Земландского полуострова, Гвардейского, Озерского, Нестеровского и Правдинского районов преобладают дерново-среднеподзолистые почвы. Дерново-слабоподзолистые почвы расположены на территории Неманского, Полесского и Гурьевского районов. В лесных массивах Полесского, Краснознаменского и Зеленоградского района расположены дерново-сильноподзолистые почвы. Торфяно-перегнойные почвы характерны для Славского, Полесского и Гвардейского района, данные почвы отличаются высоким плодородием. Аллювиально-болотные и аллювиальные почвы, отличающиеся высокой степенью плодородия, находятся по долинам рек и вдоль побережья заливов [Орленок и др., 1998; Калининградская область..., 2016].

В Калининградской области наиболее распространенными являются дерново-подзолистые почвы на отложениях основной (донной) и конечной морены. Интенсивность и направление подзолообразования у данных почв различны и зависят от комплекса природных условий. Подзолистые почвы характеризуются небольшим запасом питательных веществ – гумуса [Литвин и др., 1999].

Дерново-глеевые почвы располагаются на глинистых озерно-ледниковых отложениях большими массивами и пятнами в восточной части области и по левому берегу Преголи. Оглеенность почв варьирует в больших пределах и зависит от состояния осушительных систем

и природных условий. Аллювиально-болотные почвы в Нижнениманской низменности занимают большой сплошной массив и распространены в долинах рек Инструча, Деймы, Преголи, Немана. Данные почвы сформировались на различных отложениях – от минеральных до торфяных с прослоями иллювиальных. В южной части региона на отложениях карбонатных суглинков очень редко встречаются дерново-карбонатные почвы. На эоловых песках Куршской и Вислинской кос под молодыми и средневозрастными посадками хвойных формируются маломощные молодые подзолистые, местами дерново-подзолистые почвы [Завалишин, Надеждин, 1961; Литвин и др., 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

1.4.5. Растительность

Согласно флористическому районированию, растительность региона находится в Прибалтийско-Белорусской подпровинции, входящей в состав Североевропейской таежной провинции, Евразийской таежной области Голарктического доминиона. Зональный тип здесь составляют смешанные хвойно-широколиственные леса. Растительность и природа Калининградской области современный облик приобрели больше двух с половиной тысяч лет назад, когда климатические условия, рельеф, почвенно-растительный покров и гидрографическая сеть не отличались от нынешних [Победимова, 1955]. Состав флоры растительных сообществ обусловлен палеогеографическими событиями, хозяйственной деятельностью человека и современной экологической обстановкой. На территории области хозяйственная деятельность человека очень сильно повлияла на характер растительности: осуществлялась вырубка леса, освободившиеся территории подготавливались для возделывания культурных растений. Луговые фитоценозы формировались параллельно с развитием животноводства, под влиянием выпаса скота и сенокосения [Победимова, 1955; Дедков, 1999; Литвин, 1999].

По данным споро-пыльцевого анализа, растительность Калининградской области сложилась в результате длительного геологического развития. Литературные данные говорят о наличии двух периодов в истории формирования природы области: дочетвертичного и четвертичного, которые очень сильно различались [Дедков, 1999; Алексеев и др., 2004].

К настоящему времени площадь лесов Калининградской области составляет 2730 км², что соответствует лесистости 18 %, и является самой низкой лесистостью в Прибалтийском регионе. Пашни занимают 25 % от общей территории области, луга (сенокосные и пастбищные) занимают 30 % территории, болота всего 2 % [Федоров, 1990; Зотов, Воропаев, 2015].

Особые климатические условия такие, как длительный безморозный период, высокая влажность воздуха, среднегодовая температура воздуха в пределах 6 – 8°C, а также почвенные условия (достаточное содержание гумуса, азота, фосфора и калия) создают благоприятные условия для развития богатых, в флористическом отношении, растительных сообществ [Конспект сосудистых..., 1999].

Флора Калининградской области разнообразна, на территории в естественном состоянии встречается 1436 видов сосудистых растений, среди которых в список редких и находящихся под угрозой исчезновения включено 83 вида. Также на территории произрастает более семисот таксонов декоративных древесно-кустарниковых растений [Конспект сосудистых..., 1999]. Что касается низших растений, обитателей фитоценозов суши, то в Калининградской области насчитывается 151 вид листостебельных мхов, более 770 видов грибов, 540 видов лишайников [Напреенко, 2002; Биоразнообразие Калининградской..., 2007; Мещанинова, Фещенко, 2017]. Среди них в Красную книгу включены 4 вида мхов, 9 вида лишайников и 19 видов грибов [Охраняемые растения ..., 1990; Красная книга ..., 2010].

Леса Калининградской области распределены неравномерно: небольшими участками и массивами, лесистость районов колеблется от 7 до 37 %. В Неманском и Гусевском районах отмечается наименьшая лесистость – 7 %. Среди наиболее лесистых районов можно отметить Гвардейский и Полесский район (24 % и 37 % соответственно), а также Куршскую и Балтийскую косу. Флористический состав лесов области обусловлен рядом факторов таких, как палеогеографические события, экологической обстановкой и деятельностью человека. По-видимому, в плейстоцене и голоцене на формирование лесов оказывали влияние как северные, так и неморальные элементы флоры, которые по происхождению связаны с широколиственными, в том числе и среднеевропейскими видами бука лесного (*Fagus sylvatica* L.) и граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.). В настоящее время преобладающая часть лесов – это искусственные насаждения и вторичные леса, которые выросли на местах вырубок при условии активного вмешательства человека. На территории области отсутствуют девственные леса, не измененные прямой или косвенной хозяйственной деятельностью человека. [Федоров, 1990; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

Лесные массивы Калининградской области характеризуются относительно высоким флористическим разнообразием – отмечено больше ста видов полукустарников, кустарников и деревьев. Формированию многообразных лесных ценозов способствует разнообразие природных условий региона. В лесных массивах можно отметить участки, образованные из моnodоминантных ельников, сосняков, смешанных елово-сосновых, сложных по составу хвойно-широколиственных лесов и сообществ с доминированием широколиственных видов,

таких как дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), бук лесной (*Fagus sylvatica* L.), ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и др. [Федоров, 1990].

Большая доля сельхозугодий области составляют сенокосные (19 % от площади сельскохозяйственных территорий) и пастбищные луга (32 %) – около 4 тыс. км². Порядка 86 % от площади лугов в настоящее время искусственно осушаются. Больше 80 % лугов Калининградской области вторичные, возникшие на месте лесов, вырубленных около 200 лет назад. Почти все луга искусственные, с культурой, насчитывающей многие десятилетия. От естественных лугов сохранились небольшие фрагменты по опушкам лесов, в зарослях кустарников или на сильно увлажненных приречных низинах. Довольно крупными участками сохранились слабо измененные луга, так, например, в долинах рек Преголи, Прохладной, Деймы и Инструча. Фрагментарно по берегам озер, в долинах малых и средних рек и встречаются естественные пойменные луга, которые составлены сочетанием низкотравных и высокотравных осоково-злаковых переувлажненных лугов с вкраплениями мелких пойменных водоемов и болот [Матвеева, 1956; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

Болот в области немного, всего 6 % (840 км²) от общей территории. При этом низинные болота составляют 64 %, верховые (сфагновые) составляют 32,5 % а переходные – 3,5 %. Происхождение, распределение и характер болот различны и определяются, как правило, геоморфологическим и геологическим строением территории. Не редко образование болот связано с зарастанием стоячих водоемов. Также широкое распространение на территории Калининградской области имеют болота, образовавшиеся в поймах рек. Так, например, болота занимают прибрежную часть Куршского залива, много их в дельте Немана и в долине Преголи. Низинные болота обычны на водоразделах, где они являются следствием зарастания озер и других водоемов. Большая их часть приурочена к Нижненеманской низменности (Славский и Полесский районы). Заторфованность здесь доходит до 20 %. Подавляющая часть болот региона имеет заболоченность в среднем два-три процента, а на юге области не превышает 0,4 % [Напреенко, 1999; Алексеев и др., 2004; Дедков, Федоров, 2006].

1.5. Геоэкологическая характеристика города Калининграда

1.5.1. Географическое положение и природные условия

Историческое название города Калининграда – Кёнигсберг. Как город-замок был основан в 1255 году, в последующем став опорным местом рыцарей военно-монашеского Тевтонского ордена. В 1525 году Великий магистр Тевтонского Ордена Альбрехт преобразовал

теократическое государство в светское Прусское Герцогство, столицей которого стал Кёнигсберг, после чего вокруг крепости возникли населенные пункты Альтштадт, Лебенихт, Кнайпхоф, объединившиеся в 1724 году. Город являлся административным центром немецкой провинции Восточная Пруссия с 1773 по 1945 годы. После окончания Второй мировой войны, 17 октября 1945 года, был передан под юрисдикцию Советского Союза, а в 1946 году переименован в Калининград [Паспорт города..., 2016].

В настоящее время город Калининград – административный центр самого западного региона Российской Федерации. Является крупным центром машиностроения, металлургии, рыбного хозяйства, полиграфической и легкой промышленности. Калининград располагается в Приморской низменности, по берегам реки Преголя, при ее впадении в Калининградский (Вислинский) залив. Общая площадь городского округа составляет 223 км². По состоянию на 1 января 2017 года численность постоянного населения областного центра составила 467,3 тыс. человек. Плотность населения на один квадратный километр составляет две тысячи человек [Паспорт города..., 2016; Государственный доклад..., 2017].

Климат Калининграда переходный от умеренно-морского к умеренно-континентальному. Благодаря влиянию Гольфстрима, зима теплая, по сравнению с материковыми районами Евразии, без сильного снегового покрова, температура воздуха зимой составляет от -5 до 5 °С. Лето сравнительно теплое температура колеблется от 18 до 23 °С, весна и осень относительно прохладные. Наиболее теплый месяц года – июль со среднесуточной температурой 18,1 °С, наиболее холодный – январь со средней температурой -1,5 °С. По данным многолетних наблюдений, среднегодовая температура составляет 7,9 °С, прослеживается постепенная динамика увеличения среднегодовой температуры, что в свою очередь приводит к развитию тенденции усиления экологических эффектов в городе [Баринова, Кохановская, 2015; Наумов, 2016]. Среднегодовое количество осадков – 804 мм. Количество выпадающих осадков существенно преобладает над испарением, что обуславливает повышенную влажность воздуха в Калининграде, в среднем около 79 %. Среднее количество ясных дней в году – 34 (при общей облачности). В городе преобладают западные и юго-западные ветры [Государственный доклад..., 2017].

В Калининграде располагается обширная сеть водоемов – это реки, ручьи, каналы, озера и пруды. Преголя берет начало от слияния рек Анграпа и Инструч в районе города Черняховска и впадает в Калининградский залив. Искусственно углубленное устье реки Преголя соединяется Калининградским морским каналом с Балтийским морем. Общая протяженность реки – 123 км, а площадь бассейна составляет 15,5 тыс. км². Ширина Преголи в Калининграде порядка 80 метров, длина ее в границах города составляет 16 км [Дедков, Федоров, 2006; Калининградская область..., 2016]. Водные объекты на территории города являются сильно загрязненными,

например, река Преголя по качеству воды оценивается как «очень загрязненная» [Семенова, 2012; Чубаренко и др., 2017; Государственный доклад..., 2017].

Почвенный покров Калининграда в большинстве своем представлен урбаноземами, которые характеризуются, преимущественно, супесчаным гранулометрическим составом [Анциферова, Мурачева, 2009; Уманский и др., 2012]. В некоторых парках и на городских окраинах почвенный покров остается естественным, претерпевшим незначительные антропогенные преобразования: зональные типы почв – дерново-подзолистые иллювиально-железистые (п. Прибрежный и им. А. Космодемьянского); дерново-глеевые (п. Лермонтово, Макс-Ашманн-парк), бурые лесные (ул. Тенистая аллея, п. Борисово и Чкаловск) [Уманский и др., 2012]. В городе почвы имеют нейтральную и слабощелочную реакцию, в некоторых частях слабокислую и близкую к нейтральной (зональные почвы парков и окраины города). В целом, почвенный покров Калининграда является типичным для крупных городов [Анциферова, Мурачева, 2009; Уманский и др., 2012]. В почвах Калининграда многократно превышает предельно допустимые концентрации (ПДК) содержание валовых форм приоритетных металлов-поллютантов, так, например, превышение характерно для свинца, цинка и кобальта. Для свинца на большей территории города выявлен высокий уровень загрязнения, для цинка и кобальта выделяются обширные, дискретные участки загрязнения. В целом по территории Калининграда в почвах отмечается средний и высокий уровень аккумуляции тяжелых металлов [Салихова и др., 2003].

Зеленый каркас Калининграда, принимающий на себя часть техногенного и антропогенного загрязнения, разнообразен и включает скверы, парки, бульвары, сады и естественные озелененные ландшафты – лесопарки, городские леса [Мурачева, 2015]. Зеленые насаждения города составляют примерно 20 км², среди которых 3,87 км² являются насаждениями общего пользования (без учета городских лесов). Наиболее крупными зелеными зонами являются городские парки, их общая площадь составляет 1,56 км² [Мурачева, 2015]. В озеленении улиц Калининграда доминируют липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), клен белый (*Acer pseudoplatanus* L.) и ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) [Бедарева и др., 2016]. В городе, согласно результатам лесопатологического обследования, древесные насаждения испытывают на себе неблагоприятное воздействие факторов городской среды на рост и развитие, а также на физиологические и морфологические показатели отдельных видов деревьев. Несмотря на это, санитарно-гигиеническая роль зеленых насаждений Калининграда является непосредственным нейтрализатором неблагоприятных последствий антропогенного загрязнения [Калинина и др., 2014].

Флора сосудистых растений города Калининграда очень разнообразна [Богданова, Дедков, 2006; Мацкова, Дедков, 2008; Бедарева, Мурачева, 2010; Мурачева, 2013]. Так,

например, в Макс-Ашманн-парке, на территории площадью 0,68 км², выявлено 229 видов сосудистых растений, принадлежащих к 58 семействам. Во флоре города присутствует большое число адвентивных видов растений – 201 вид сосудистых растений из 142 родов и 44 семейств, наибольшее количество которых относится к умеренному и южно-умеренному Европейско-Азиатскому географическому элементу, среди которых преобладают садово-парковые (дичающие) и случайно занесенные виды [Мацкова, 2014].

1.5.2. История исследования лишенофлоры города Калининграда

За полтора века изучений лишайников Калининградской области исследованиями была охвачена небольшая часть территории. Это связано с тем, что немецкие ученые проводили исследования в наиболее доступных и интересных, с точки зрения флористических исследований, районах Восточной Пруссии [Петренко, 2005]. В то же время видовой состав и распространение лишайников в границах Кёнигсберга, административного центра Восточной Пруссии, исследован фрагментарно [Пунгин, Петренко, 2013; Пунгин, 2014].

Первые сведения о флоре лишайников нынешнего Калининграда, были опубликованы немецкими естествоиспытателями-ботаниками во второй половине XIX столетия. Первая работа по изучению лишайников Кёнигсберга «Verzeichniss Preussischer Flechten» опубликована Арнольдом Олертом (Arnold Ohlert) в 1863 году [Ohlert, 1863]. В данном списке публикуются первые подробные сведения о лишенобиоте Восточной Пруссии. Список насчитывает 260 видов с указанием численности, мест распространения, экологии. Через семь лет Олерт публикует работу «Zusammenstellung der Lichenen der Provinz Preussen», в котором уже описывается 364 вида лишайников для территории Пруссии, причем для города и прилегающих территорий указываются 33 вида [Ohlert, 1871].

В первой четверти XX столетия исследованиями лишенофлоры Восточной Пруссии и Кёнигсберга занимается Георг Леттау (Georg Lettau). В своей работе от 1912 года «Beiträge zur Lichenenflora von Ost- und Westpreußen» он приводит обобщенный список лишайников, насчитывающий 500 видов, с указанием распространения, численности и субстрата [Lettau, 1912]. Спустя пять лет, Леттау опубликовал дополнение к лишенофлоре Пруссии [Lettau, 1919], список был расширен видами, обнаруженными в окрестностях города Немана, Гусева и других территорий. В флористических списках лишайников, опубликованных Георгом Леттау, для Кёнигсберга и пригородных территорий насчитывается 41 вид.

В послевоенный период комплексных исследований лишенобиоты Калининграда проведено не было. Однако исследовались лишайники отдельных территорий Калининградской

области [Победимова, 1955; Петренко, Фещенко, 2010]. Особый упор был сделан на изучении видового разнообразия лишенобиоты Балтийской и Висленской косы [Волкова, 1995; Андреев, 2002; Dolnik, Petrenko, 2003; Петренко, 2005].

Полноценный список лишенофлоры Калининградской области, разработанный на основе гербарного материала и литературных данных, был издан в 2007 году [Дедков и др., 2007]. В аннотированном списке для Калининграда указывается 49 видов лишенофильных грибов и лишайников (таблица 2) с отметками о местах распространения на территории города (рисунок 3). Представители лишенофлоры относятся к двум отделам, 6 классам, 10 порядкам, 16 семействам и 31 роду [Пунгин, Петренко, 2013; Пунгин, 2014].

Таблица 2 – Список лишайников и лишенофильных грибов города Калининграда (Кенигсберга)

Вид	Места распространения
<i>Acarospora smaragdula</i> (Wahlenb.) A. Massal.	6
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	3, 6
<i>Arthonia fusca</i> (A. Massal.) Hepp	5
<i>Arthrosporum populorum</i> A. Massal.	7
<i>Buellia stigmathea</i> Körb.	6
<i>Calicium lichenoides</i> (L.) Schumach.	2
<i>Caloplaca cerina</i> (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.	6
<i>Caloplaca decipiens</i> (Arnold) Blomb. & Forssell	6
<i>Caloplaca saxicola</i> (Hoffm.) Nordin	6
<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.	6
<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	6
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	3
<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd.	3
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	3
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.	3
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.	3
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg.	3

<i>Cladonia rei</i> Schaer.	3
<i>Cladonia squamosa</i> Hoffm.	3
<i>Diplotomma epipolium</i> (Ach.) Arnold	6, 7
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy	4
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	3
<i>Hypotrachyna revoluta</i> (Flörke) Hale	4
<i>Illosporium carneum</i> Fr.	6
<i>Lecania erysibe</i> (Ach.) Mudd	5, 6
<i>Lecanora albescens</i> (Hoffm.) Flörke	5, 6
<i>Lecanora allophana</i> Nyl.	6
<i>Lecanora dispersa</i> (Pers.) Sommerf.	4, 6
<i>Lecanora saligna</i> (Schrader) Zahlbr.	6
<i>Lecanora sambuci</i> (Pers.) Nyl.	3
<i>Lecidea variegatula</i> Nyl.	3
<i>Lecidella anomaloides</i> (A.Massal.) Hertel & Kilius	6
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.	3
<i>Marchandiomyces corallinus</i> (Roberge) Diederich & D. Hawksw.	1
<i>Parmelina tiliacea</i> (Hoffm.) Hale	4
<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J. R. Laundon	3
<i>Peltigera rufescens</i> (Weis.) Humb.	3
<i>Peltigera venosa</i> (L.) Hoffm.	7
<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier	4, 6
<i>Physconia detersa</i> (Nyl.) Poelt	6
<i>Pleurosticta acetabulum</i> (Neck.) Elix. & Lumbsch	8
<i>Ramalina fastigiata</i> (Pers.) Ach.	4, 7
<i>Rinodina gennarii</i> Bagl.	3, 5
<i>Stigmidium congestum</i> (Körb.) Triebel	6
<i>Trapelia coarctata</i> (Sm.) M.Choisy	3
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale	6
<i>Verrucaria muralis</i> Ach.	5, 6
<i>Verrucaria nigrescens</i> Pers.	5
<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	6

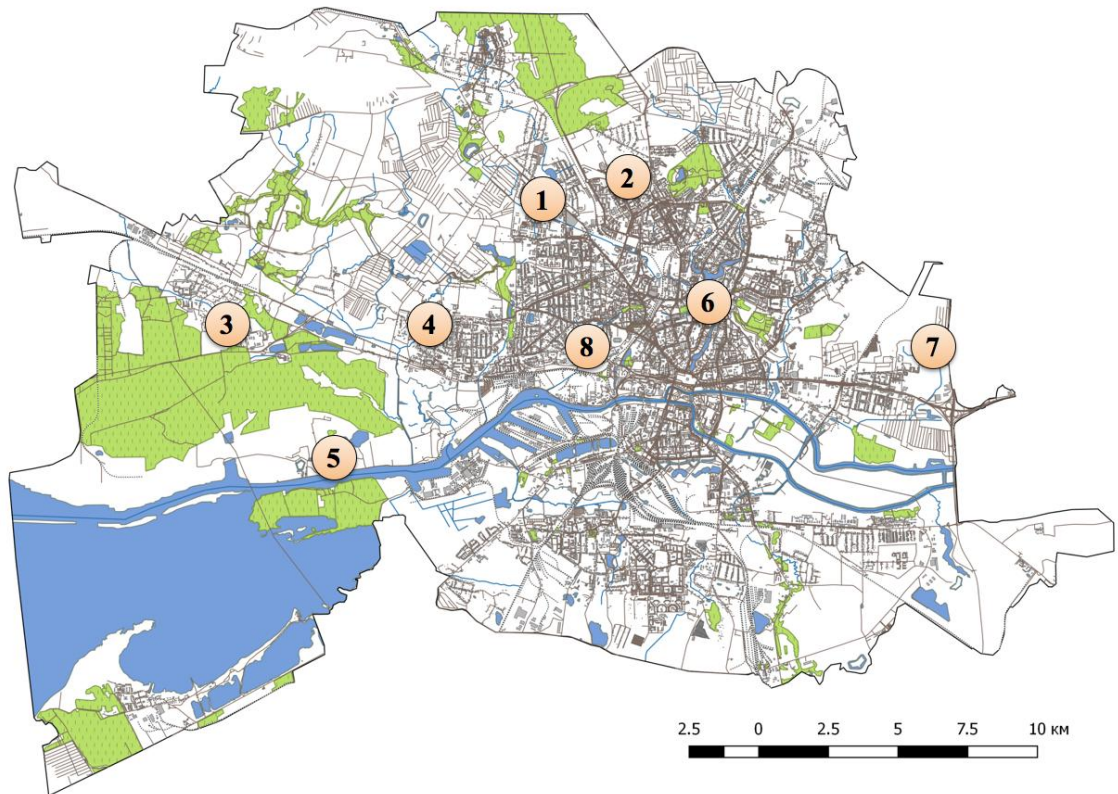


Рисунок 3 – Распространение лишайников и лихенофильных грибов в г. Калининграде: 1 – пос. Лермонтовский, 2 – пос. Первомайский, 3 – пос. им. А. Космодемьянского, 4 – пос. Менделеево, 5 – пос. Прегольский, 6 – Верхний пруд, 7 – пос. Большое Исаково, 8 – ЦПКиО

Проведенный таксономический анализ показывает, что подавляющим по количеству родов являются семейства *Physciaceae* Zahlbr. и *Parmeliaceae* Zenker по пять родов, а также *Ramalinaceae* C. Agardh и *Lecanoraceae* Körb. по три рода. По числу видов доминирует *Cladonia* Hill ex P. Browne – 8 видов и *Lecanora* Ach. – 5 видов.

Описанные для территории города лишайники представлены эпилитами, эпифитами и эпигеидами. В особую группу выделены лихенофильные грибы, облигатно обитающие на слоевищах *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier и *Lecanora* Ach. Как видно из рисунка 4, широко представлены эпифиты и эпилиты, доля которых от общего числа видов составляет 41 % (20 видов) и 33 % (16 видов) соответственно.

Накিপные лишайники преобладают среди спектра жизненных форм – 24 вида, в меньшей степени представлены листоватые – 13 видов и кустистые – 9 видов (рисунок 5). Для эпифитных лишайников, сохраняется динамика распределения по жизненным формам: накипные 11 видов, листоватый – 7, кустистый – 2.

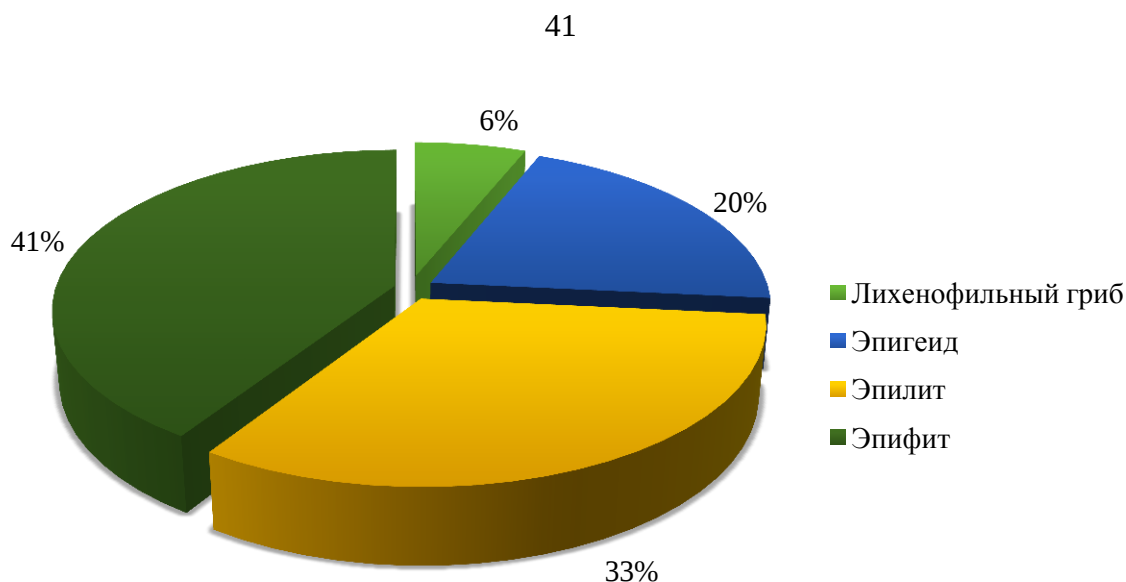


Рисунок 4 – Эколого-субстратные группы лихенизированных и лихенофильных грибов г. Калининграда

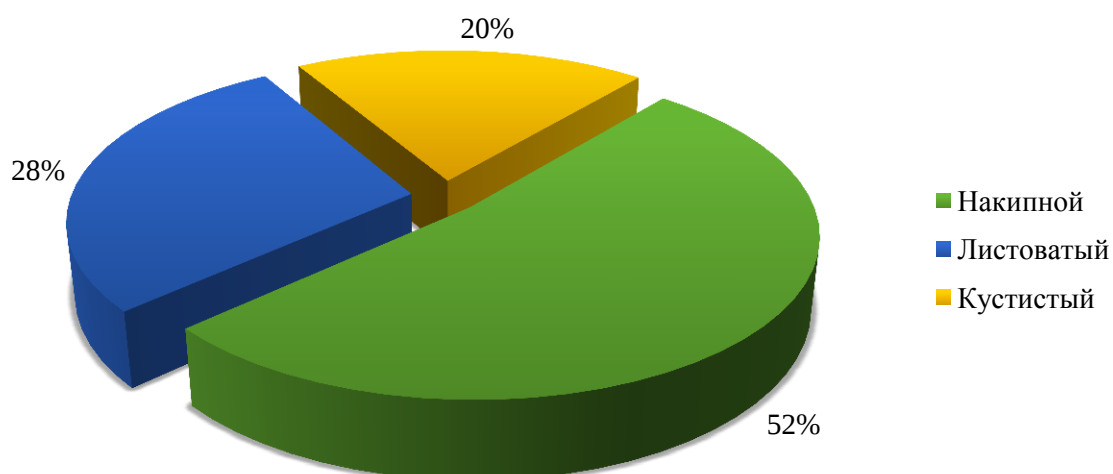


Рисунок 5 – Спектр жизненных форм лишайников г. Калининграда

В целом, можно сказать о недостаточной изученности лихенофлоры Калининграда, что подтверждается отсутствием в представленном списке таких эпифитных видов, как *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Parmelia sulcata* Taul., являющихся типичными обитателями естественных и урбоэкосистем и выдерживающих сильное антропогенное давление.

1.5.3. Состояние атмосферного воздуха

По данным государственного доклада об экологической обстановке в регионе [Государственный доклад ..., 2017], основными источниками выбросов загрязнителей в

атмосферный воздух административного центра области являются автотранспорт, заводы судоремонта и машиностроения, предприятия строительной, мебельной и пищевой промышленности, жилищно-коммунального хозяйства и электроэнергетики. В Калининграде сосредоточено большинство промышленных предприятий, на которые приходится около 40 % выбросов токсичных загрязняющих веществ в атмосферный воздух от стационарных источников всего региона. Суммарный выброс ежегодно составляет более 40 тыс. тонн [Баринова и др., 2017].

В городе более половины отрицательных проб воздуха приходится на автомобильные дороги в зоне жилой застройки, что типично для средних по размерам российских городов с развитой транспортной инфраструктурой и подтверждается высокой обеспеченностью легковым автотранспортом жителей Калининградской области – на каждые 2,1 жителя приходится по одному транспортному средству. В Калининграде высокая автотранспортная нагрузка приходится на проспекты Ленинский, Советский, Победы, Московский, Калинина, Мира, микрорайон Сельма, улицы Горького, Аллея Смелых, Дзержинского, Киевская, Батальная и У. Громовой [Воробьева, Скрыпник, 2016; Государственный доклад ..., 2017].

В атмосферном воздухе города за последние годы часто регистрируются превышения предельно допустимых концентраций по диоксиду азота, формальдегиду, ароматическим углеводородам и взвешенным веществам [Ахмедова и др., 2015]. В целом, имеется положительная тенденция снижения превышения предельно допустимых концентрация, так в 2016 году по сравнению с 2015 и 2014 годом было снижение по диоксиду азота (1,06 ПДК), взвешенным веществам (0,82 ПДК) и оксиду азота (0,1 ПДК) (Таблица 3). В то же время в 2016 году произошло повышение среднегодовых концентраций формальдегида (1,4 ПДК) и оксида углерода (0,3 ПДК) [Государственный доклад ..., 2017].

Таблица 3 – Характеристика загрязнения атмосферы Калининграда в 2016 году

[Государственный доклад ..., 2017]

Концентрация	Взвешенные вещества	Диоксид серы	Оксид углерода	Диоксид азота	Оксид азота	Сероводород	Формальдегид	Аммиак	Бенз/а/пирен
Среднегодовая, мг/м ³	0,125	0,002	0,8	0,041	0,007	0,000	0,014	0,011	$1,1 \cdot 10^{-6}$
в ПДК	0,8	0,04	0,3	1,0	0,1	нет	1,4	0,3	1,1
Максимальная, мг/м ³	0,600	0,065	4,0	0,330	0,060	0,003	0,050	0,160	$5,1 \cdot 10^{-6}$
в ПДК	1,2	0,1	0,8	1,7	0,2	0,4	1,0	0,8	5,1

Среди основных загрязняющих воздух веществ на первом месте находится канцерогенный бенз(а)пирен, высокие концентрации которого в атмосферной пыли наблюдаются в зимние месяцы. В целом средняя концентрация бенз(а)пирена за последние годы не изменяется и составляет 1,1 ПДК.

На рисунке 6 представлена динамика среднегодовых концентраций взвешенных веществ, NO_2 , NO , NH_3 и SO_2 в воздушном бассейне жилой зоны города Калининграда за десятилетний период, на основании данных из государственного доклада об экологической обстановке в Калининградской области [Государственный доклад ..., 2016, 2017].

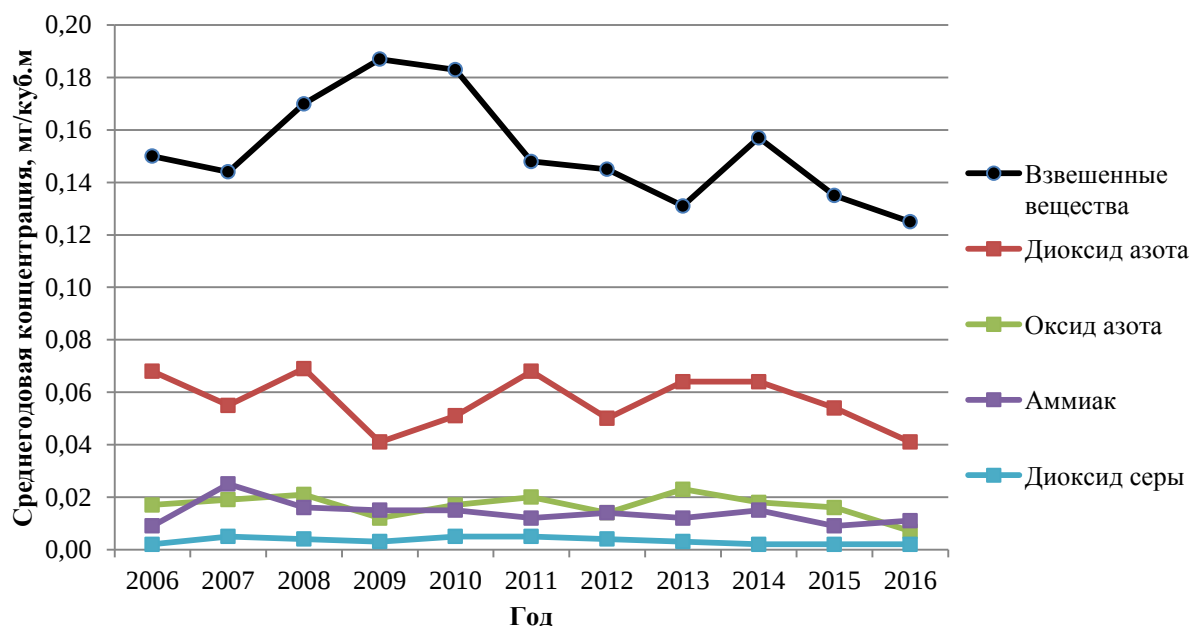


Рисунок 6 – Динамика среднегодовых концентраций примесей в атмосферном воздухе жилой зоны г. Калининграда

Видно, что наименьшим показателем среднегодовой концентрации является диоксид серы, по сравнению с другими примесями, содержащими соединения азота. Наибольшим показателем среднегодовой концентрации обладают взвешенные вещества, которые образуются в связи со сгоранием всех видов топлива, а также в результате производственных процессов. Согласно исследованиям, проведенным в Германии [Dämmgen et al., 2010], твердые частицы, содержащиеся в атмосферном воздухе, могут состоять на 25 – 50 % из нитрата аммония и сульфата аммония. Ежегодно прослеживается динамика весеннего максимума концентраций взвешенных веществ, это связано с разносом ветром и автотранспортом пыли, скопившейся за зиму. В данный период отсутствие вегетации у растений усугубляет ситуацию с запыленностью.

Основным источником оксидов азота является автотранспорт и котельные на газовом топливе. Оксид и диоксид азота играют важную роль в фотохимических процессах,

происходящих в атмосфере под влиянием солнечной радиации, являющихся причиной высоких концентраций приземного озона и формальдегида.

В связи с тем, что качество атмосферного воздуха города Калининграда остается низким, существует значительная неопределенность по поводу экологической безопасности и сохраняются биоэкологические и медико-экологические риски. Ввиду того, что в Калининграде формируются техногенные зоны риска в местах чрезмерной концентрации автомобильного транспорта, промышленных предприятий и других производств, происходит ухудшение медико-экологической ситуации, что способствует распространению хронических заболеваний дыхательных путей [Ушакова, Кохановская, 2013; Барина и др., 2016].

Загрязнение атмосферного воздуха города Калининграда оказывает воздействие на физиологические и биохимические показатели растений – снижается антиоксидантный статус растений, активность фотосинтетического аппарата, происходят массовые усыхания, изреживания и отмирания древесных насаждений, уменьшение устойчивости к вредителям и болезням [Чупахина и др., 2012; Калинина и др., 2014; Бедарева и др., 2016].

Таким образом, доминирующим источником загрязнения атмосферного воздуха в городе Калининграде, как и в целом в Калининградской области, является автотранспорт, удельный вес которого в совокупном антропогенном выбросе загрязнителей составляет около 83,8 %, этот показатель более чем в 5 раз превышает выбросы, производящиеся от стационарных источников [Государственный доклад ..., 2017].

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование было проведено в городе Калининграде и на трех фоновых территориях, было обследовано 338 стволов деревьев, на которых изучался видовой состав лишенобиоты и производился отбор проб лишайника *Parmelia sulcata*. Объем экспериментального материала включает результаты определения содержания фотосинтетических пигментов, азота, углерода и фосфора во всех 338 пробах *Parmelia sulcata* и результаты определение химического состава коры 120 деревьев: pH и удельная электропроводность, содержание аммония, нитрата, нитрита.

2.1. Лихеноиндикационные исследования

2.1.1. Методика определения качества воздуха и оценки влияния эвтрофицирующих соединений

Для оценки загрязнения атмосферного воздуха в городе Калининграде была выбрана стандартизированная методика картирования разнообразия эпифитных лишайников VDI 3957 Blatt 13, разработанная Союзом немецких инженеров (VDI – Verein Deutscher Ingenieure). Данная методика предназначена для оценки качества воздуха и влияния эвтрофицирующих соединений [VDI, 2005].

Территория города Калининграда была разделена на квадраты учета площадью 1 км². Обследование проводилось в весенне-летний период в 2016 – 2017 годах. Учет эпифитных лишайников проводился в 39 квадратах, отмеченных на рисунке 7, на 5 – 10 деревьях в каждом квадрате. Выбор модельных деревьев осуществлялся согласно критериям [VDI, 2005]:

- отдельно стоящие деревья, на ствол которых поступает солнечный свет;
 - расстояние между стволами в посадках не менее 15 м;
 - пряморастущие стволы, наклон дерева не должен превышать 10° от вертикали;
- здоровые деревья: без следов известкования, удаления коры или лишайников.

Учет видового разнообразия лишайников при лишеноиндикационном картировании проводился на следующих форофитах: липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), клён псевдоплатановый (*A. pseudoplatanus* L.), клён остролистный (*Acer platanoides* L.), клён серебристый (*A. saccharinum* L.), в единичных, редких случаях: клён ясенелистный (*A. negundo* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), тополь белый (*Populus alba* L.), тополь черный (*P. nigra* L.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum* L.).

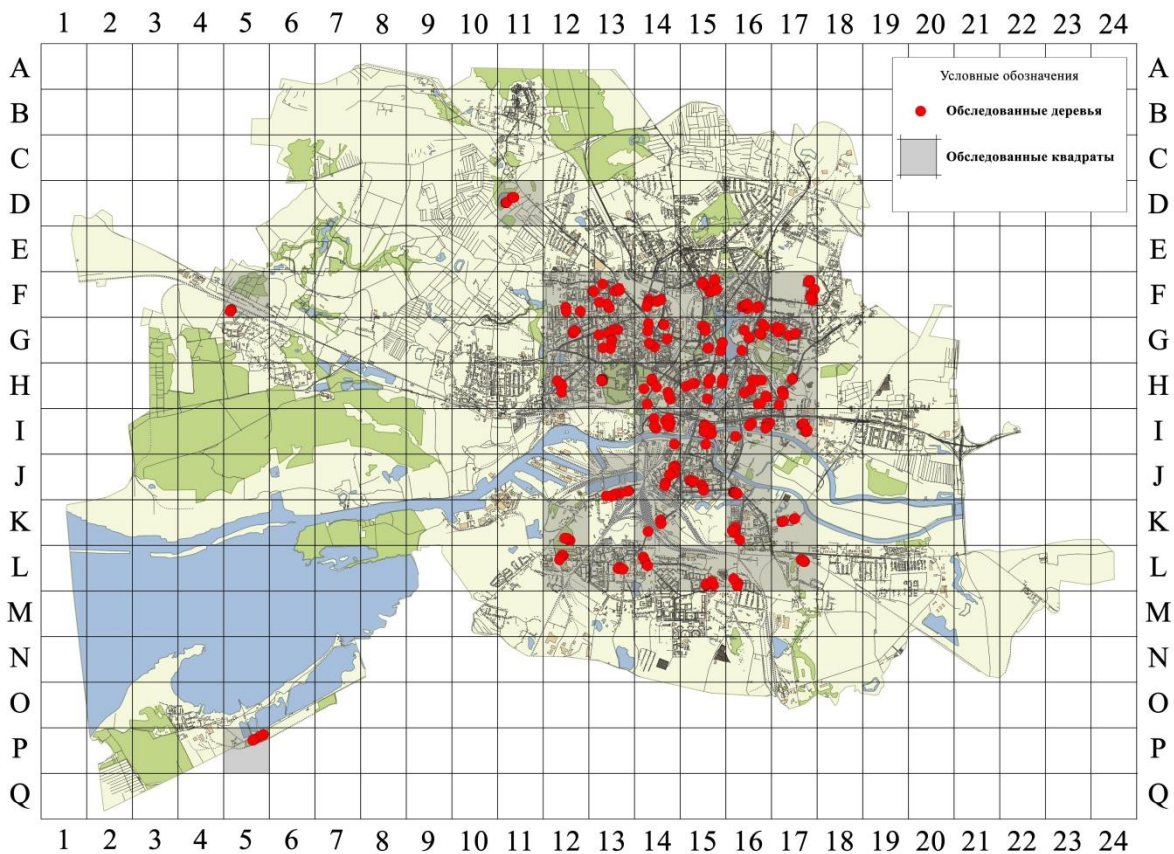


Рисунок 7 – Схема г. Калининграда с указанием обследованных деревьев в квадратах
картирования

Для учета лишайников на стволе дерева сетки размещались в четырех сегментах по сторонам света (север, восток, юг, запад), на высоте 1,5 м от земли. Сетки состояли из пяти квадратов, каждый квадрат имел размер 10 x 10 см (рисунок 8).

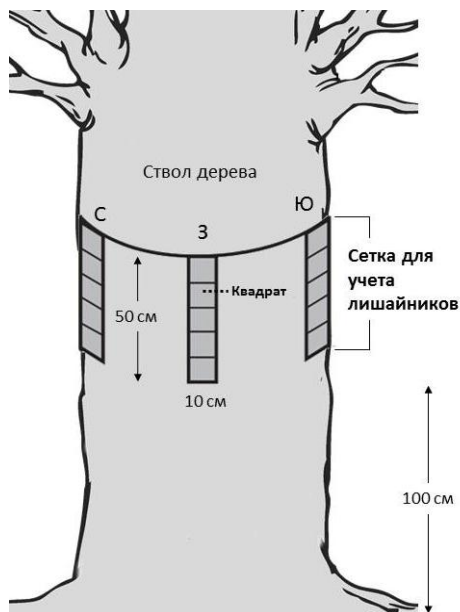


Рисунок 8 – Расположение сеток для учета лишайников на стволе дерева

В каждом квадрате была проведена видовая идентификация и посчитана частота встречаемости по всем видам в сегменте (максимальная частота встречаемости равняется 5). Нитрофиты (виды-индикаторы эвтрофикации) подсчитывались отдельно от референтных видов. Согласно методике [VDI, 2005], к лишайникам-индикаторам эвтрофикации относятся следующие: *Caloplaca citrina* (Hoffm.) Th. Fr., *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, *Lecanora dispersa* (L.) Sommerfeld, *L. hagenii* (Ach.) Ach., *L. muralis* (Schreber) Rabenhorst, *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, *P. orbicularis* (Necker) Moberg, *Physcia adscendens* (Fr.) Olivier, *P. caesia* (Hoffm.) Fűrnr., *P. dubia* (Hoffm.) Lettau, *P. tenella* (Scop.) DC., *Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt, *P. grisea* (Lahm.) Poelt, *Rinodina* sp., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *X. parietina* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber.

Сведения о лишайниках и участке картирования заносились в стандартный полевой бланк с указанием видовой принадлежности дерева, длины окружности ствола, положения дерева к ветру, освещенности ствола, шероховатости коры, наклона дерева в градусах, географических координат (спутниковая навигация), возраста и состояния лишайников, удаленности дерева от дороги и др. [VDI, 2005].

Лишайники, идентификация которых была затруднена в полевых условиях, собирались для последующего определения в лабораторных условиях. Определение лишайников осуществлялось по общепринятым в лихенологии методикам [Окснер, 1974] на базе гербария Института живых систем Балтийского федерального университета имени Иммануила Канта (KLGU). Исследование образцов осуществлялось с помощью стереоскопического бинокулярного микроскопа МБС–10 и микроскопа Carl Zeiss Axio Scope A1. При идентификации использовались отечественные и зарубежные определители [Голубкова, 1966; Определитель..., 1971, 1975, 1977, 1978; Определитель..., 1996, 1998, 2003, 2004, 2008; Цуриков, Храмченкова, 2009; Мучник и др., 2011; Флора..., 2014; Wirth, 1995; Smith et al., 2009; Wirth et al., 2013; Wirth, Kirschbaum, 2014].

Расчёт значения разнообразия лишайников FDW (сокращение с немецкого Flechtendiversitätswert) проводился отдельно для видов-индикаторов эвтрофикации (FDW_{Eu}) и референтных видов (FDW_{Ref}) для каждого обследованного квадрата, подробная инструкция описана в методике VDI 3957 Blatt 13 [VDI, 2005]. Комбинированный индекс качества воздуха LGI (сокращение с немецкого Luftgüteindex) определялся по матрице (рисунок 9).

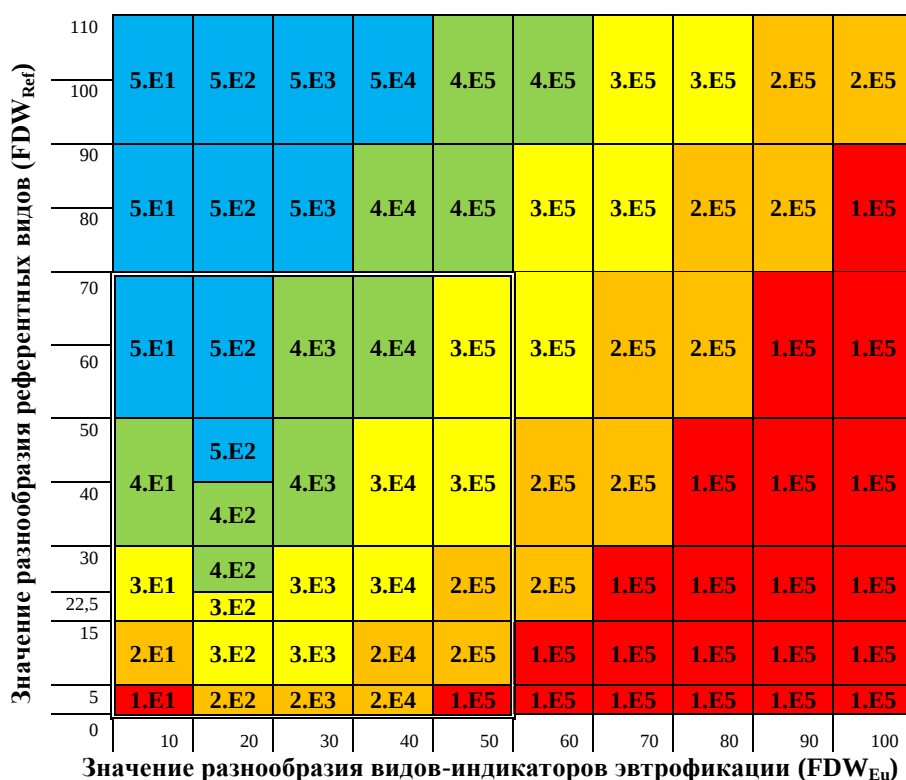


Рисунок 9 – Матрица для определения комбинированного индекса качества воздуха LGI [VDI, 2005; Windisch et al., 2016]

Индекс качества воздуха LGI состоит из двух цифр, разделенных буквой «Е». Первая цифра указывает качество воздуха: очень низкое – низкое – среднее – высокое – очень высокое и имеет цветовое обозначение (таблица 4), которое используется для нанесения на растровые картосхемы. Вторая цифра обозначает влияние эвтрофицирующих соединений: очень сильное – сильное – среднее – низкое – очень низкое [VDI, 2005].

Таблица 4 – Показатели комбинированного индекса качества воздуха LGI [VDI, 2005]

Первый показатель	Качество воздуха	Второй показатель	Влияние эвтрофицирующих соединений
1	очень низкое	E5	очень сильное
2	низкое	E4	сильное
3	среднее	E3	среднее
4	высокое	E2	низкое
5	очень высокое	E1	очень низкое

Для сравнения результатов, полученных в городе Калининграде с фоновой территорией, где условно антропогенное воздействие ниже, были заложены три пробные площадки (Ф), расположение которых отображено на рисунке 10.

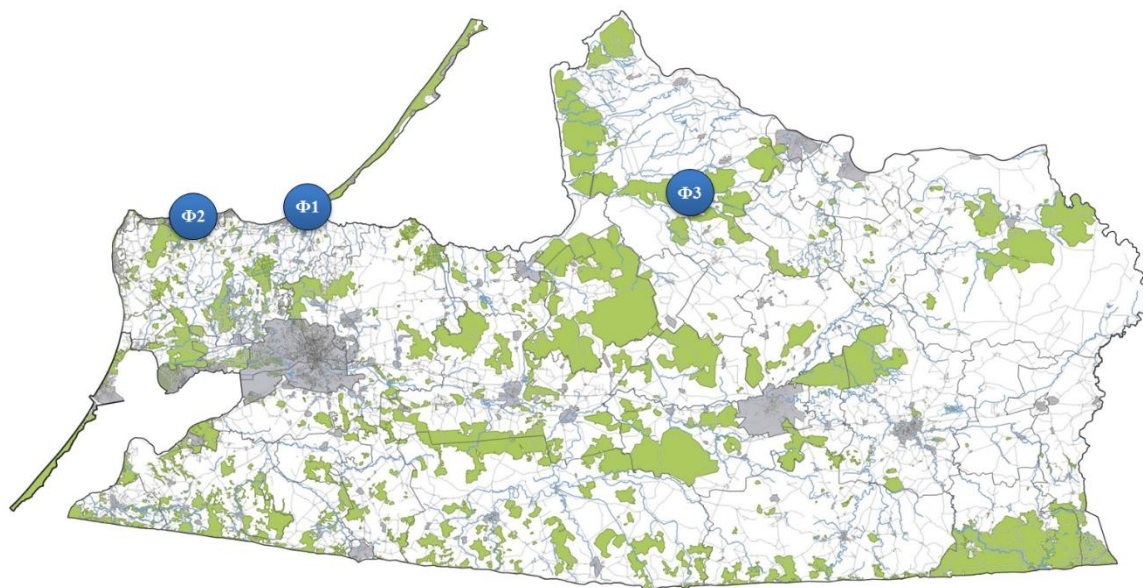


Рисунок 10 – Схема Калининградской области с указанием расположения тестовых участков на фоновых территориях: Ф1 – на северо-восточной окраине города Зеленоградска, в корне Куршской косы (N54.967980°, E20.497672°); Ф2 – в лесопарковой зоне на территории города Светлогорска (N54.948269°, E20.167544°); Ф3 – придорожная аллея деревьев вдоль дороги пос. Большаково – пос. Гастеллово Славского района (N55.007041°, E21.566228°)

2.1.2. Методика оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по содержанию азота в талломе лишайника *Parmelia sulcata*

Оценку загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами проводили согласно методике VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015]. Специфика применения методики заключается в обнаружении биологических эффектов эмиссии эвтрофицирующих соединений. Методика основана на свойстве эпифитного, листоватого лишайника *Parmelia sulcata* накапливать в талломе азот пропорционально присутствию химически активных соединений азота в атмосферном воздухе.

Сбор образцов *Parmelia sulcata* проводился одновременно с учетом видового разнообразия эпифитной лишайнофлоры на фоновых территориях и в городе Калининграде. Сбор образцов, пробоподготовка и определение содержания азота в пробах *Parmelia sulcata* детально описаны в соответствующих разделах диссертации – 2.2.2, 2.2.4.

Для каждого обследованного квадрата на изучаемых территориях было рассчитано среднее значение содержания азота по всем проанализированным образцам. Оценку загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами проводили согласно

таблице 5, по трем уровням загрязнения – низкий, средний и высокий [VDI, 2015]. Представленные в таблице 5 ориентировочные значения выпадения восстановленных и окисленных форм азота по методике VDI 3957 Blatt 18 основаны на многочисленных исследованиях [Franzen-Reuter, 2004; Stapper et al., 2005; Franzen-Reuter, 2013; Stapper et al., 2013; Nadler, Stetzka, 2014].

Таблица 5 – Оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по содержанию азота в талломе *Parmelia sulcata* [VDI, 2015]

Содержание азота, %	Уровень загрязнения	Ориентировочные значения		
		среднегодовой концентрации диоксида азота, мкг/м ³	суммарного выпадения азота, кг/га·год	выпадения аммония, кг/га·год
< 1,5	низкий	< 10	< 10	< 5
1,5 – 3,0	средний	10 – 25	10 – 15	5 – 10
> 3,0	высокий	> 25	> 15	> 10

2.2. Оценка биохимических и физиологических параметров лишайника *Parmelia sulcata*

2.2.1. Общая характеристика лишайника *Parmelia sulcata*

Пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata* Taylor) – вид лишайника семейства Пармелиевые (*Parmeliaceae*). Таллом листоватый, более или менее широко прикреплен к субстрату, как правило, имеет неправильно-розетковидную форму, относительно крупнолопастной, диаметром от 4 до 20 см (рисунок 11). Лопасты 3 – 4 мм в ширину и 5 – 20 мм в длину, отдельные, часто налегающие друг на друга, на концах тупые [Определитель..., 1971; Мучник и др., 2011].

Верхняя поверхность лопастей серого, серо-голубого или зеленовато-серого цвета, сетчато-складчатая, покрыта бороздами (псевдоцефеллами), на которых развиваются беловато-сероватые или беловато-зеленоватые соредии, которые могут обильно покрывать центральную часть таллома. Нижняя поверхность лопастей темная, в центральной части черная, по краям лопастей темно-коричневая. В качестве фотобионта выступают одноклеточные зеленые водоросли рода *Trebouxia* Ruymala (рисунок 12). Ризины развиваются на всей нижней поверхности, как правило, окрашены в черный цвет, простые или частично ветвистые. Органы

полового размножения – апотеции развиваются редко, очень полиморфный вид [Определитель..., 1971; Мучник и др., 2011; Wirth, Kirschbaum, 2014].

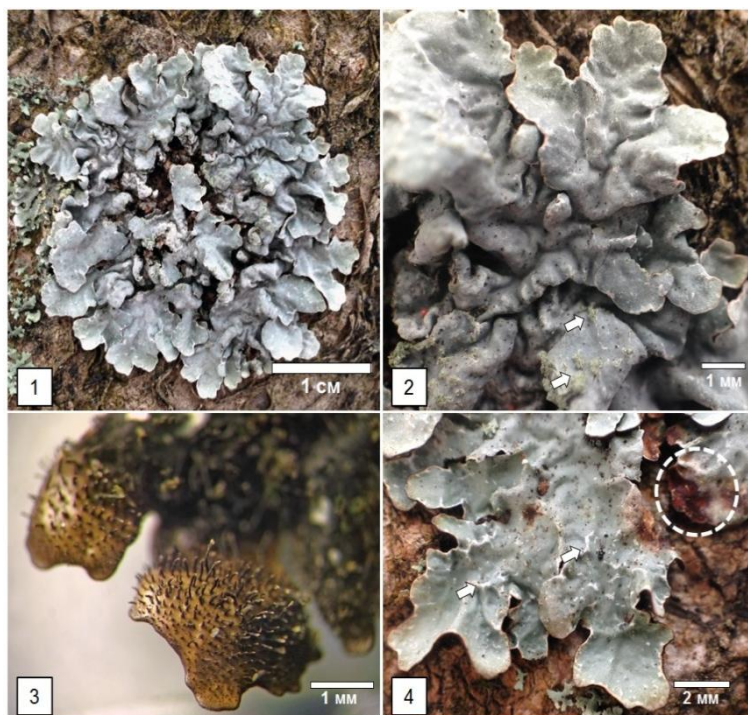


Рисунок 11 – Таллом *Parmelia sulcata*: 1 – внешний вид; 2 – соредии на поверхности лопастей; 3 – ризины; 4 – псевдоцефеллы на поверхности лопастей и, выделенное пунктиром, некротическое поражение таллома

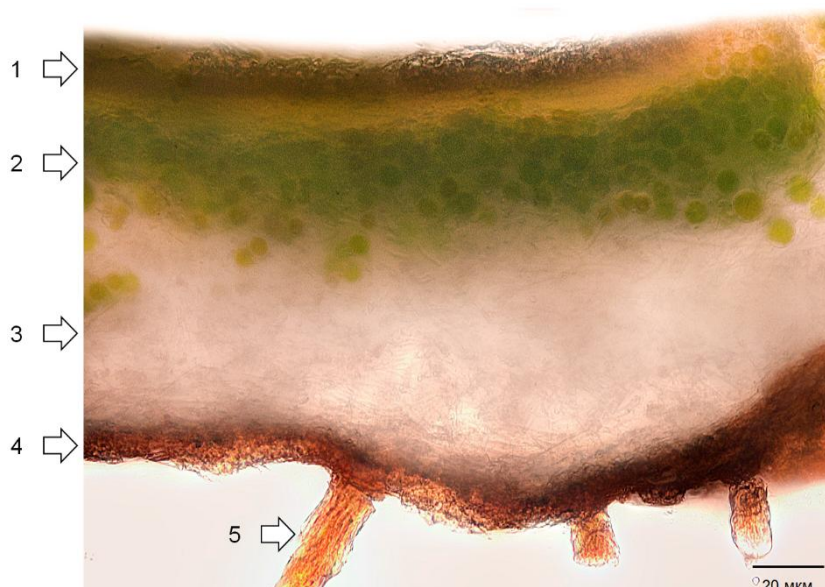


Рисунок 12 – Поперечный срез таллома *Parmelia sulcata* (микроскоп ZEISS Score.A1 AXIO, AxioCam MRc 5): 1 – верхний коровый слой; 2 – альгальный слой; 3 – сердцевина; 4 – нижний коровый слой; 5 - ризины

Верхний коровый слой в присутствии гидроксида калия (реактив К) дает желтое окрашивание, в присутствии гипохлорита кальция (реактив С) и парафенилендиамина (реактив

Р) окраска не изменяется. Сердцевинный слой от реактива К сначала желтеет, затем постепенно приобретает красно-коричневый цвет, от реактива Р желтеет, от реактива С – не изменяется [Мучник и др., 2011; Wirth, Kirschbaum, 2014]. Среди вторичных метаболитов у *Parmelia sulcata* в верхнем коровом слое обнаружен атранорин и хлоратранорин, в сердцевине – салациновая и консалациновая кислота [Nash et al., 2002; Smith et al., 2009].

Предпочитает богатую питательными веществами кору деревьев: произрастает на стволах и ветвях лиственных, реже хвойных деревьев. На деревьях встречается гораздо чаще, чем близкородственный вид *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. Также пармелия бороздчатая поселяется на обработанной и гниющей древесине, каменистом и искусственном субстратах. Вид предпочитает хорошо освещенные местообитания [Определитель..., 1971; Wirth, Kirschbaum, 2014].

Parmelia sulcata имеет широкую экологическую амплитуду, является одним из наиболее распространенных эпифитных листоватых лишайников в европейской части России. Встречается в арктической и антарктической зонах, Северной и Южной Америке, Тасмании и Австралии, Африке, Европе и Азии [Определитель..., 1971; Wirth et al., 2013].

2.2.2. Сбор образцов и пробоподготовка

Образцы *Parmelia sulcata* собирались на стволах тех же деревьев, на которых проводилось картирование разнообразия эпифитных лишайников (раздел 2.1.1). Для предотвращения сезонных колебаний в содержании хлорофилла, как это описано для листоватых лишайников *Xanthoria parietina* и *Parmelia sulcata* [Vráblíková et al., 2006; Tretiach et al., 2013], сбор образцов осуществлялся с мая по ноябрь в 2016 и 2017 годах. Процедура сбора образцов *Parmelia sulcata* соответствовала требованиям методики VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015]. Для исследования отбирались, с использованием пинцета, краевые лопасти таллома *Parmelia sulcata* длиной около 5 мм и помещались в бумажные конверты. При этом, по возможности, сбор краевых лопастей производился с максимального числа талломов, произрастающих на данном стволе дерева, со всех сторон света на высоте от 50 до 200 см от земли. Участки таллома с явными признаками хлороза или некроза не собирались.

В лабораторных условиях свежий собранный материал очищался с использованием стереоскопического бинокулярного микроскопа МБС–10, пинцета и препаровальной иглы от остатков коры, мхов и других видов лишайников. Во избежание контаминации с поверхности рук, все манипуляции с образцами производились в латексных перчатках.

Последующая пробоподготовка проводилась в два этапа. На первом этапе очищенные кусочки талломов, собранные с одного дерева, помещались в чистые бумажные конверты, в которых материал сох в течение суток при комнатной температуре. После чего образцы мелко нарезались скальпелем, для получения гомогенной пробы, из которой часть отбиралась для определения содержания фотосинтетических пигментов (раздел 2.2.3). На втором этапе оставшаяся проба измельчалась до порошкообразного состояния и помещалась в конические микропробирки с крышкой на 1,5 мл. Гомогенная проба, подготовленная таким образом, помещалась в морозилку и хранилась при температуре -18°C ($\pm 2^{\circ}\text{C}$). Перед непосредственным проведением анализов для определения содержания азота, углерода и фосфора (раздел 2.2.4) микропробирки с пробами помещались на 48 часов в сушильный шкаф при температуре 40°C ($\pm 2^{\circ}\text{C}$) для достижения постоянной массы [VDI, 2015].

2.2.3. Определение содержания фотосинтетических пигментов

Изменения физиологических показателей лишайников в условиях загрязнения атмосферного воздуха были проанализированы с помощью определения содержания фотосинтетических пигментов в талломе *Parmelia sulcata*. Анализ концентраций фотосинтетических пигментов проведен в Лаборатории природных антиоксидантов Института живых систем Балтийского федерального университета им. И. Канта.

Перед экстракцией лишайники в течение суток высушивали при комнатной температуре. Экстракция и расчет содержания пигментов (мг/г воздушно-сухого веса) в 338 пробах *Parmelia sulcata* был произведен по методике Барнеса [Barnes et al., 1992] с использованием в качестве растворителя 99 % раствор диметилсульфоксида (ДМСО).

Согласно методике, измельченную гомогенную навеску лишайникового материала – 20 мг помещали в пробирку на 15мл и приливали 5 мл 99 % раствора ДМСО. Для ускорения экстракции пробирку помещали в сухожаровой шкаф на 40 мин при температуре 65°C , до тех пор, пока лишайники не обесцвечивались. После охлаждения экстрактов до комнатной температуры, к вытяжке прибавляли еще 5 мл ДМСО и тщательно перемешивали содержимое пробирки.

Для расчёта концентрации хлорофиллов *a* и *b* оптическую плотность вытяжки определяли при длине волны в 665 и 648 нм на спектрофотометре Shimadzu UV-3600. В качестве контроля использовали чистый растворитель – 99 % раствор ДМСО.

Концентрацию пигментов в экстракте рассчитывали по формулам 1 и 2 (Barnes et al., 1992):

$$C_{\text{Chl } a} = 14,85 \cdot \text{OD}_{665} - 5,14 \cdot \text{OD}_{648}, \quad (1)$$

$$C_{\text{Chl } b} = 25,48 \cdot \text{OD}_{648} - 7,36 \cdot \text{OD}_{665}, \quad (2)$$

где OD_{665} и OD_{648} – оптическая плотность вытяжки при длине волны в 665 и 648 нм соответственно; C — концентрация пигмента в вытяжке, мг/л.

Содержание пигментов в исследуемой ткани лишайников рассчитывали с использованием формулы 3.

$$F = (v \cdot C) / m, \quad (3)$$

где F – содержание пигмента в растительном материале, мг/г воздушно-сухой массы; v – объём вытяжки, л; C – концентрация пигмента, мг/л; m – навеска лишайникового материала, г.

Коэффициент феофитинизации, показывающий разрушение хлорофилла, рассчитывали по формуле 4 (Barnes et al., 1992):

$$PQ = \text{OD}_{435} / \text{OD}_{415}, \quad (4)$$

где PQ – коэффициент феофитинизации, OD_{435} и OD_{415} – оптическая плотность вытяжки при длине волны в 435 и 415 нм соответственно.

2.2.4. Определение содержания азота, углерода и фосфора

Лабораторные исследования процентного содержания фосфора проводились в сентябре – ноябре 2017 года в лаборатории природных антиоксидантов Института живых систем БФУ им. И. Канта. Анализ содержания азота и углерода в талломах лишайников был осуществлен в декабре 2017 года в Высшей технической школы среднего Хессена (Technische Hochschule Mittelhessen) Гиссен, Германия.

Процентное содержание фосфора в пробах *Parmelia sulcata* анализировалось с использованием метода определения содержания общего фосфора с применением аскорбиновой кислоты. Метод основан на реакции неорганического фосфора с молибдатом аммония в кислой среде, сопровождающейся окрашиванием раствора в голубой цвет [Белюченко и др., 2012].

Для определения фосфора в лишайниках были подготовлены минерализаты, для этого высушенные до постоянного веса пробы лишайников минерализовались методом мокрого озоления по Гинсбургу и Щегловой с образованием солей ортофосфорной кислоты [Воскресенская и др., 2006]. Принцип метода заключается в том, что органические вещества подвергаются гидролизу и окислению смесью концентрированной серной и хлорной кислот [Воскресенская и др., 2006]. Для минерализации навеску 5 – 15 мг помещали в термостойкую коническую колбу на 25 мл и приливали 1 мл смеси серной и хлорной кислот в соотношении

5:1. Колбу, закрытую воронкой, помещали на электроплитку, озоление проходило при температуре 320 – 340°C до полного обесцвечивания содержимого. После к минерализату добавляли 10 мл дистиллированной воды и нормализовали 40 %, 10 % и 1 % растворами гидроксида натрия в присутствии фенолфталеина, розовую окраску снимали прибавлением 1-2 капель 1 % раствора соляной кислоты. Затем минерализат количественно переносили в мерную колбу на 25 мл и доводили объём до метки.

Подготовка к анализу осуществлялась согласно протоколу [Белюченко и др., 2012]. Выполнение анализа проводилось с модификациями: для анализа отбирали 5 мл минерализата, к которым добавляли 5 мл реактива, содержащего молибдат аммония и аскорбиновую кислоту. Пробирку с анализируемым раствором выдерживали 50 минут до установления стабильного синего окрашивания. Оптическую плотность раствора определяли на спектрофотометре «Юнико 1200» при длине волны 700 нм. Приготовление образцовых растворов и построение градуировочного графика проводили согласно протоколу [Белюченко и др., 2012]. Для создания шкалы образцовых растворов в каждую пробирку к 5 мл образцовых растворов добавляли 5 мл соответствующего реактива.

Количество фосфора в исследуемом растворе минерализата рассчитывали по калибровочному графику, найденные значения подставляли в формулу 5 для расчета содержания фосфора в лишайнике:

$$A = (x \cdot V \cdot 100) / (m \cdot V_1 \cdot 1000), \quad (5)$$

где A – количество P_2O_5 , %; x – содержание фосфора в исследуемом растворе по градуировочному графику, мг; m – навеска лишайникового материала, г; V – объем полученного раствора после озоления, мл; V_1 – объем раствора взятого для анализа, мл; 100 – коэффициент для выражения результатов в процентах; 1000 – коэффициент для пересчета навески в мг.

Определение общего содержания азота и углерода в пробах *Parmelia sulcata* было проведено на элементном CHNS-анализаторе «Elementar Vario EL cube» с использованием в качестве референтного материала сульфаниламида (S15.00-0062 Sulfanilamide). Основой количественного элементного CHNS-анализа является высокотемпературное сжигание проб с образованием газов и последующим количественным определением на аналитической ячейке теплопроводности [Vario ..., 2018]. Для анализа навеску лишайникового материала 5 мг ($\pm 0,5$ мг) помещали в оловянные лодочки (рисунок 13). Массу навески определяли на сверхточных электронных весах «Radwag MYA 5.4Y» с фиксацией в память персонального компьютера. Затем переносили в карусель-автоподатчик на 80 мест. Для каждой пробы анализ проводился в трех повторностях. Совокупность условий работы для каждой пробы фиксировалась в памяти

компьютера, результаты анализа обрабатывались автоматически с использованием встроенного программного обеспечения «21 CFR Part 11».

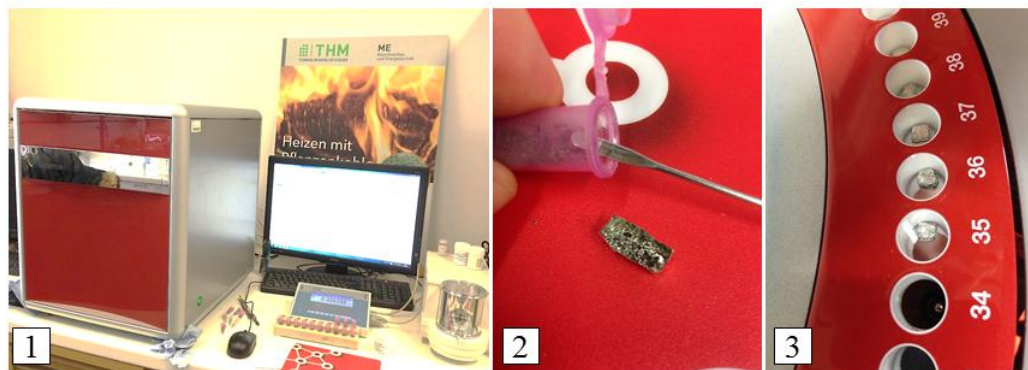


Рисунок 13 – Процесс проведения элементного анализа: 1 – общий вид рабочего места; 2 – оловянные лодочки с лишайниковым материалом; 3 – пробы в карусели-автоподатчике

2.3. Определение химического состава коры деревьев

Для определения химического состава коры деревьев в 2016 году отбирались пробы в городе Калининграде в 10 квадратах (F-14, G-14, G-15, G-16, H-14, H-15, H-16, I-14, I-15, I-16) и на фоновых территориях: в окрестностях Зеленоградска, на территории Фестивальной Площади и в основании Куршской косы; вдоль дороги пос. Большаково – пос. Гастеллово Славского района. С каждого дерева собиралась общая проба: для этого были отобраны кусочки коры толщиной 2 – 3 мм, на высоте 150 – 180 см от основания ствола, в 8 – 12 точках по окружности ствола. Всего было собрано 120 проб, которые были высушены при комнатной температуре, очищены от лишайников и мхов, а затем измельчены до порошкообразного состояния.

Приготовление водной вытяжки коры деревьев осуществлялось следующим образом: в пластиковый стакан помещался 1 г коры с добавлением 40 мл дистиллированной воды. Экстракция проводилась в течение 24 часов при комнатной температуре и постоянном перемешивании на электромагнитной мешалке [Иржигитова, Корчиков, 2011; Иржигитова и др., 2013].

Определение удельной электропроводности раствора (мкСм/см) и значение pH проводилось в неотфильтрованных водных вытяжках. Удельная электропроводность определялась с использованием портативного кондуктометра-солемера (HM DIGITAL EC-3), кислотность коры на pH-метре (S50 SevenMulti Mettler Toledo). Электропроводность и значение pH было определено в 120 пробах коры.

Определение нитратов, нитритов и аммония проводилось в отфильтрованных и обесцвеченных экстрактах. Для удаления крупных частиц коры из водной вытяжки проводили

фильтрацию через капроновую ткань. Для удаления цветности и мутности раствора к 15 мл фильтрата добавляли взвесь гидроксида алюминия [ГОСТ, 2015]. Количество адсорбента варьировало от 3 до 10 мл в зависимости от интенсивности окраски водной вытяжки. После перемешивания экстракт с адсорбентом центрифугировали в течение 10 мин при 10 тыс. обр./мин. После чего, спектрофотометрическим методом проводили определение содержания аммония (с использованием реактива Несслера), нитритов (с использованием сульфаниловой кислоты) и нитратов (с использованием салициловокислого натрия) [ГОСТ, 2015].

Содержание аммония, нитратов и нитритов было определено в 113 пробах. В 7 пробах при добавлении реактива Несслера происходило помутнение экстракта, что делало невозможным точное определение оптической плотности раствора спектрофотометрическим методом. Расчет содержания (C_v , мг/мл) нитратов, нитритов и аммония в водных вытяжках коры деревьев осуществлялся по градуировочной кривой [ГОСТ, 2015]. Затем, по формуле 6, рассчитывали массовую концентрацию (C_m , мкг/мг сухого веса) нитратов, нитритов и аммония в пробах исследуемой коры. Суммарную массовую концентрации азотсодержащих веществ в коре рассчитывали путем сложения аммония, нитратов и нитритов.

$$C_m = ((C_v \cdot V) / m) \cdot ((V_e + V_{Al}) / V_e), \quad (6)$$

где C_m – массовая концентрация соответствующая нитратам, нитритам и аммонiu в коре, мкг/мг сухого веса; C_v – содержания нитратов, нитритов и аммония в водных вытяжках коры деревьев, мг/мл; V – объём дистиллированной воды для экстракции, л; m – масса коры дерева, г; V_e – объём водной вытяжки коры деревьев, отобранной для анализа, л; V_{Al} – объём взвеси гидроксида алюминия, л.

2.4. Статистическая обработка и визуализация пространственных данных

Обработка экспериментальных данных проводилась с использованием программного обеспечения IBM SPSS Statistics Base и Microsoft Excel 2010. Для проверки достоверности различий использовали непараметрические критерии: Краскелла-Уоллеса и U-критерий Манна-Уитни. Для исследования статистической связи использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), коэффициент Пирсона (r_p) и регрессионный анализ, а также применялся двухфакторный дисперсионный анализ. Визуализация пространственных данных осуществлена с использованием свободной кроссплатформенной геоинформационной системы Quantum GIS 2.18 и графического редактора Adobe Photoshop CS5.1.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИХЕНОФЛОРЫ ГОРОДА КАЛИНИНГРАДА И ФОНОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ

3.1. Эпифитная лихенофлора города Калининграда

3.1.1. Таксономический анализ

В результате проведенных исследований по изучению видового разнообразия лишайников в 2015 – 2017 годах и более ранних исследований автора [Пунгин и др., 2015а; Пунгин, Парфёнова, 2017], был составлен аннотированный список эпифитных лишайников города Калининграда, насчитывающий 68 видов, с указанием жизненной формы, встречаемости и форофитов (приложение 1). Номенклатура латинских названий лишайников представлена согласно «Списку лихенофлоры России» [Список ..., 2010].

Классификация таксонов эпифитных лишайников построена при использовании таксономической системы отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota*, представленной в работе Люкинга с соавторами [Lücking et al., 2016], основанной на «Outline of Ascomycota» [Lumbsch, Nuhndorf, 2010] с учетом последующих систематических изменений.

Выявленные в результате исследований виды лишайников относятся к отделу *Ascomycota*, подотделу *Pezizomycotina*, одному классу *Lecanoromycetes*, четырем подклассам, 7 порядкам, 13 семействам, среди которых одно семейство – *Strangosporaceae*, имеет неопределённое положение в таксономической системе, и 36 родам (приложение 2).

Среди подклассов ведущую роль по числу видов занимает подкласс *Lecanoromycetidae*, на долю которого приходится 60 видов, что составляет более 89 % от общего состава лихенофлоры города Калининграда (рисунок 14).

Преобладающее число лишайников, представители 5 семейств и 21 рода, относятся к порядку *Lecanorales* – 58,2 % (39 видов). Как видно из рисунка 15, доля порядка *Caliciales* в составе лихенофлоры города Калининграда также является существенной – 23,9 % (16 видов).

Среднее число видов на одно семейство составляет 5,2. Четыре семейства имеют видовое богатство выше среднего – *Parmeliaceae* (19 видов лишайников, 27,9 %), *Physciaceae* (14 видов, 20,6 %), *Lecanoraceae* (10 видов, 14,7 %), *Ramalinaceae* (6 видов, 8,8 %), составляющих 72 % всей эпифитной лихенобиоты города Калининграда (рисунок 16).

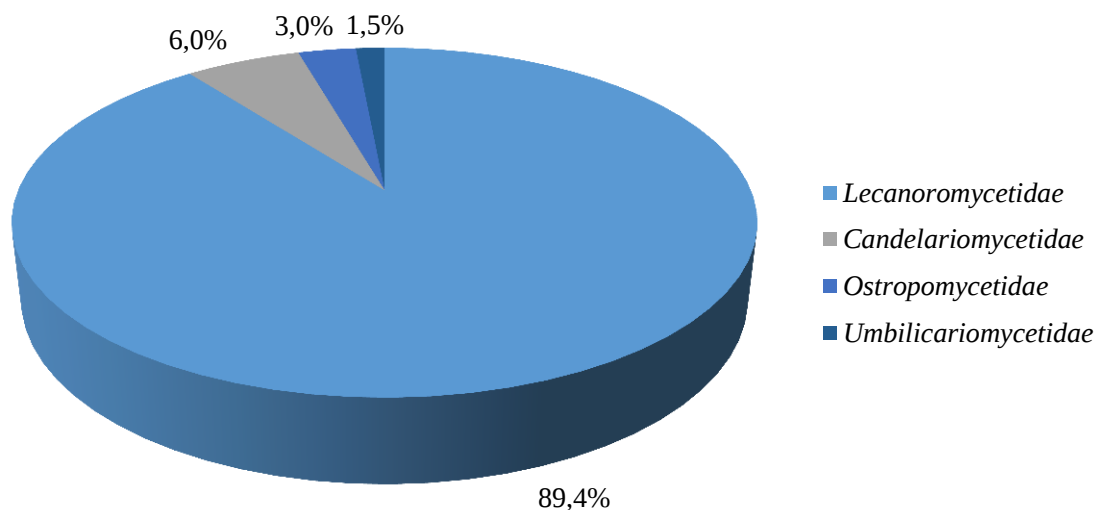


Рисунок 14 – Соотношение подклассов во флоре лишайников г. Калининграда

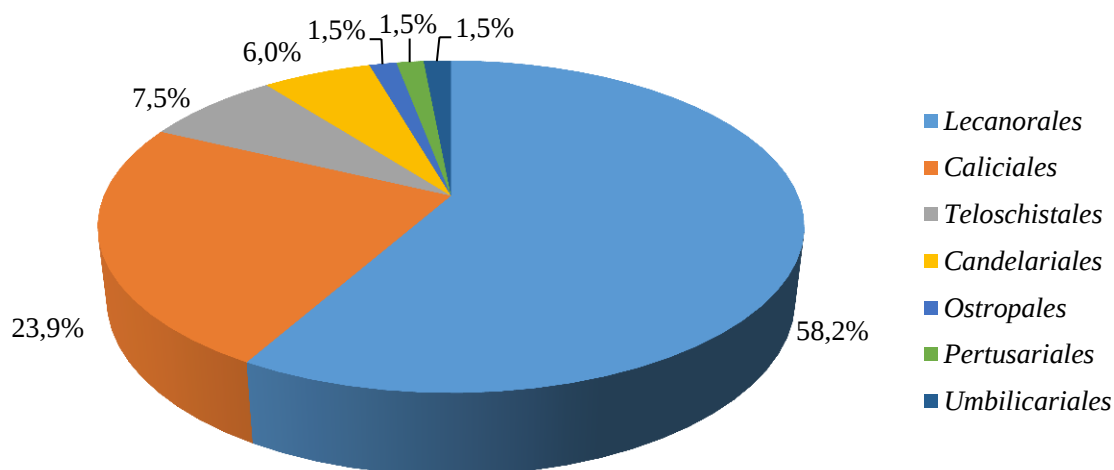


Рисунок 15 – Соотношение порядков в лишенофлоре г. Калининграда

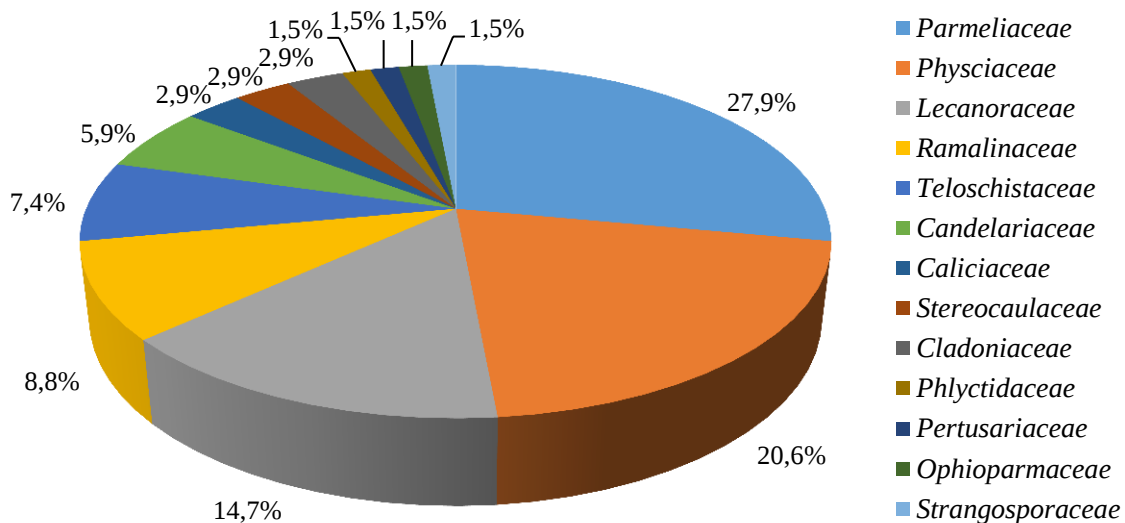


Рисунок 16 – Соотношение семейств в лишенофлоре г. Калининграда

Среднее число видов на один род составляет 1,9. Большая часть родов (20 родов, 30 % всего видового состава) представлена единичными видами (таблица 6). Из родов преобладающими являются *Candelariella*, *Lecania*, *Xanthoria* (по 3 вида, 4,4 %), *Physconia* (4 вида, 5,9 %), *Physcia* (6 видов, 8,8 %) и *Lecanora* (9 видов, 13,2 %).

Таблица 6 – Список родов лишенофлоры Калининграда

Место во флоре	Род	Число видов	
		абсолютное	доля, %
I	<i>Lecanora</i>	9	13,2
II	<i>Physcia</i>	6	8,8
III	<i>Physconia</i>	4	5,9
IV	<i>Candelariella</i>	3	4,4
	<i>Lecania</i>	3	4,4
	<i>Xanthoria</i>	3	4,4
V	<i>Phaeophyscia</i>	2	2,9
	<i>Cladonia</i>	2	2,9
	<i>Hypogymnia</i>	2	2,9
	<i>Melanelixia</i>	2	2,9
	<i>Melanohalea</i>	2	2,9
	<i>Punctelia</i>	2	2,9
	<i>Usnea</i>	2	2,9
	<i>Ramalina</i>	2	2,9
	<i>Lepraria</i>	2	2,9
	<i>Caloplaca</i>	2	2,9
VI	<i>Candelaria</i>	1	1,5
	<i>Amandinea</i>	1	1,5
	<i>Buellia</i>	1	1,5
	<i>Anaptychia</i>	1	1,5
	<i>Hyperphyscia</i>	1	1,5
	<i>Lecidella</i>	1	1,5
	<i>Evernia</i>	1	1,5
	<i>Flavoparmelia</i>	1	1,5
	<i>Parmelia</i>	1	1,5
	<i>Parmelina</i>	1	1,5
	<i>Parmeliopsis</i>	1	1,5
	<i>Platismatia</i>	1	1,5
	<i>Pleurosticta</i>	1	1,5
	<i>Pseudevernia</i>	1	1,5
	<i>Tuckermannopsis</i>	1	1,5
	<i>Bacidia</i>	1	1,5
	<i>Phlyctis</i>	1	1,5
	<i>Pertusaria</i>	1	1,5
	<i>Hypocenomyce</i>	1	1,5
	<i>Strangospora</i>	1	1,5

3.1.2. Анализ жизненных форм

Понятие жизненной формы было введено Йоханнесом Эугениусом Вармингом (Johannes Eugenius Bülow Warming) в 1908 году и определено как «форма, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни» [Warming, 1908; Мучник, 2015]. Процесс адаптации организмов к условиям местообитания приводит к отбору тех видов, которые наиболее соответствуют по морфологическим, экологическим и биологическим особенностям экологическому режиму данной территории [Голубкова, 1983]. В настоящее время существуют разные системы классификаций жизненных форм лишайников, основанные на принципиально различных «базовых» подходах: «морфолого-таксономическом», «морфолого-анатомическом», «эволюционно-экобиоморфологическом» и др. [Мучник, 2015].

Наиболее упрощенной считается классификация по формам роста таллома (стандартная классификация), по которой выделяют следующие типы лишайников: накипные – плотно прикрепленные к субстрату, листоватые – слабо прикрепленные к субстрату с высокоразвитым талломом и кустистые – с наиболее высокоразвитым в анатомо-морфологическом отношении талломом. Также для этой классификации характерны переходные формы, например чешуйчатые или диморфные формы, занимающие промежуточное положение между накипными и листоватыми лишайниками [Окснер, 1974; Лиштва, 2007].

С учетом данной классификации жизненных форм, была проанализирована лишенофлора города Калининграда. По результатам анализа (рисунок 17), можно сказать, что среди видов преобладают листоватые лишайники – 32 вида (47 % всего видового состава), большая часть которых принадлежит к ведущим семействам *Parmeliaceae* (15 видов) и *Physciaceae* (13 видов).

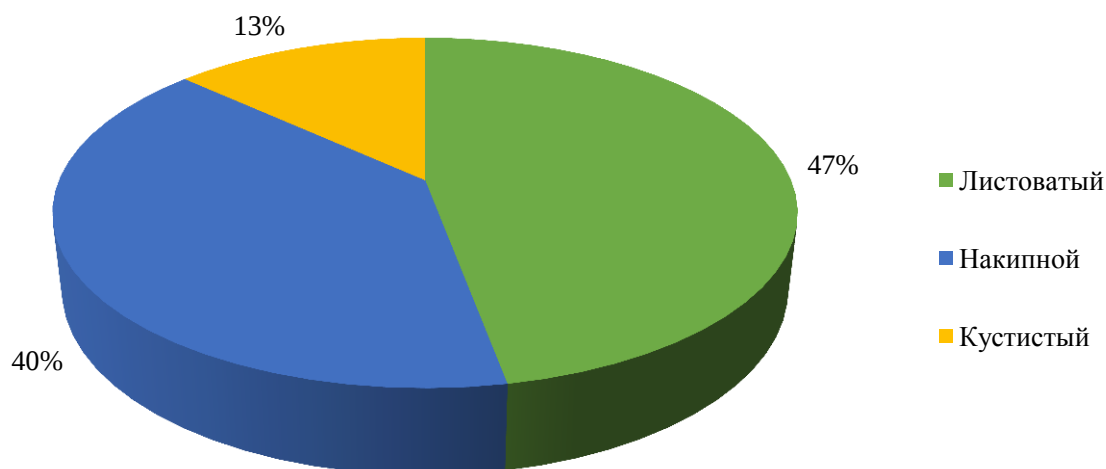


Рисунок 17 – Соотношение жизненных форм лишайников г. Калининграда

Накипные лишайники также занимают ведущую позицию в лишенофлоре города – 27 видов, 40 % от общего числа видов. Подавляющая часть накипных видов относится к таким семействам, как *Candelariaceae* (3 вида), *Ramalinaceae* (4 вида) и *Lecanoraceae* (10 видов).

На территории г. Калининграда менее распространенными оказались кустистые формы, чья доля составляет 13 %. Это такие виды, как *Anaptychia ciliaris*, *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *Evernia prunastri*, *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina farinacea*, *R. fraxinea*, *Usnea dasypoga*, *U. hirta*.

3.1.3. Географический анализ

Географический анализ лишенофлоры изучаемых территорий позволяет выделить широтные и долготные географические элементы, которые важны для понимания путей формирования видового разнообразия лишайников [Цуриков, 2013]. Географический анализ лишенофлоры города был проведен на зональной и региональной основе согласно традициям, сложившимся в отечественной лишенологии [Макаревич, 1963; Окснер, 1974; Голубкова, 1983].

Во флоре лишайников г. Калининграда выделено три географических элемента: неморальный, бореальный и мультizonальный. Для более детальной классификации ареалов, нами использованы широтно-региональные особенности распространения видов. Для флоры лишайников города, выделяются следующие типы ареалов: мультирегиональный, голарктический, евразийский, европейский и евразийско-североафриканский. Распределение лишайников, Калининграда и фоновых территорий по географическим элементам и типам ареала приведено в приложении 3, при распределении и анализе учитывали данные [Макаревич, 1963; Окснер, 1974; Голубкова, 1983; Шустов, 2006; Цуриков, 2013; Wirth et al., 2013; Исмаилов, Урбанавичюс, 2014].

Большинство видов (31 вид, 45,6 %) лишайников, выявленных в городе Калининграде, относится к неморальному географическому элементу (таблица 7), включающему в свой состав виды, основные центры распространения которых связаны с зоной широколиственных лесов. Среди неморальной флоры лишайников выделены евразийско-североафриканский, голарктический и мультирегиональный типы ареалов. Наибольший процент видов (21 вид) относится к мультирегиональному типу, который объединяет виды, ареал которых связан, преимущественно, с листопадными лесами Голарктического и других флористических царств. К голарктическому типу ареала отнесено 9 лишайников, распространение которых связано с зоной широколиственных лесов Голарктического царства. К евразийско-североафриканскому

типу относится единственный вид – *Pleurosticta acetabulum*, ареал которого охватывает широколиственные леса Евразии и Северную Африку.

Около трети видов (24 вида, 35,3 %) относятся к бореальному географическому элементу, включающему лишайники, центры распространения которых непосредственно связаны с зоной хвойных лесов таежного типа. Среди бореальной флоры лишайников выделены следующие типы ареалов: голарктический, мультирегиональный, евразийский и европейский. Голарктический тип ареала свойственен 16 видам, распространенным в зоне бореальных хвойных лесов Голарктики. Мультирегиональный тип объединяет лишайники, ареал которых связан с зоной холодно-умеренных широт и бореальных хвойных лесов Северного и Южного полушарий. К данному типу ареала отнесено 6 видов – *Amandinea punctata*, *Cladonia coniocraea*, *Hypogymnia physodes*, *Platismatia glauca*, *Pseudevernia furfuracea* и *Tuckermannopsis chlorophylla*. К евразийскому типу ареала относится один вид *Lecanora saligna*, в свою очередь к европейскому типу – *Lecanora expallens*, распространенный в Европе в зоне бореальных хвойных лесов.

Таблица 7 – Состав географических элементов и типов ареала флоры лишайников
г. Калининграда

Элемент	Тип ареала					Всего видов	Доля от общего числа видов, %
	Евразийский	Европейский	Евразийско-североафриканский	Голарктический	Мультирегиональный		
Неморальный	-	-	1	9	21	31	45,6
Бореальный	1	1	-	16	6	24	35,3
Мультизональный	-	-	-	2	11	13	19,1
<i>Всего видов</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>27</i>	<i>38</i>	<i>68</i>	<i>100,0</i>
<i>Доля от общего числа видов, %</i>	<i>1,4</i>	<i>1,4</i>	<i>1,4</i>	<i>39,8</i>	<i>56,0</i>	<i>100,0</i>	<i>-</i>

В мультизональный географический элемент объединено 13 видов (19,1 %) лишайников, широко распространенные во многих растительно-климатических зонах. В мультизональном географическом элементе для лишайнофлоры г. Калининграда выделено два типа ареала: голарктический и мультирегиональный. К голарктическому типу отнесены лишайники *Lecanora hagenii* и *Lecanora muralis*, отмеченные во многих растительно-климатических зонах

Голарктики. Мультирегиональный тип ареала характерен для 11 видов, обитающих во всех растительно-климатических зонах земного шара.

3.1.4. Оценка встречаемости видов

Нами был проведен анализ встречаемости лишайников в пределах г. Калининграда. Для оценки встречаемости вида в качестве счетных единиц использовано число квадратов, в которых вид был обнаружен. Шкала встречаемости видов разделена на пять категорий: единично, редко, спорадически, часто, очень часто (приложение 1).

За единичную находку мы приняли нахождение вида в одном квадрате из 39 изученных. Единично обнаруженных видов в лишайнофлоре Калининграда – 16, что составляет 23,5 % от общего числа видов (рисунок 18).

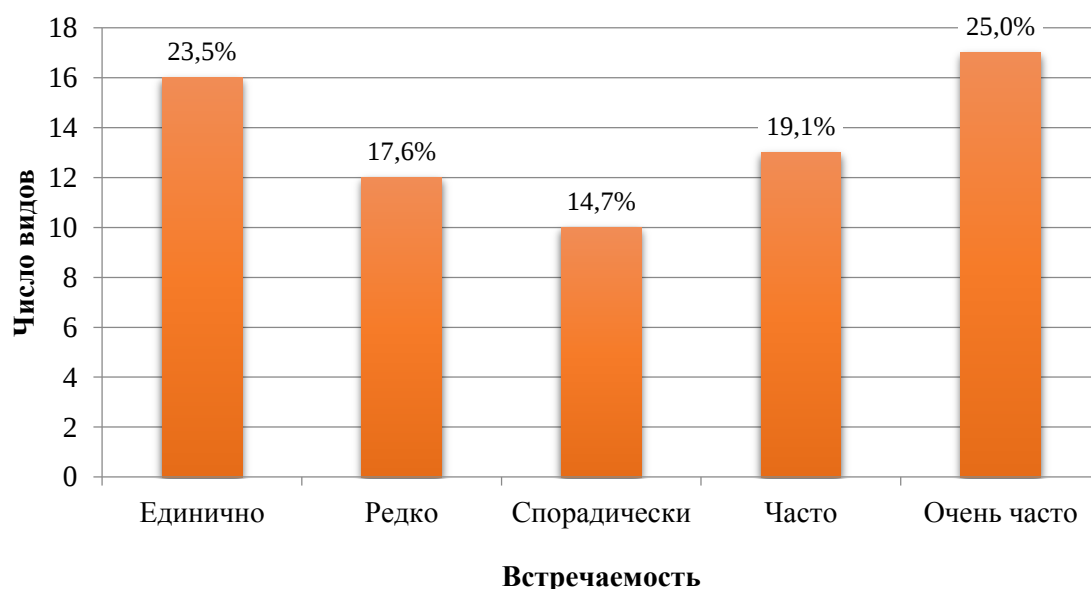


Рисунок 18 – Встречаемость видов на территории г. Калининграда

К редким видам были отнесены лишайники, отмеченные в 2-3 квадратах (12 видов, 17,6 %). Спорадически встречаются виды, отмеченные в 4-9 квадратах – 10 видов, 14,7 %. К категории часто встречающихся видов, мы относили лишайники, обнаруженные в 10-19 квадратах (13 видов, 19,1 %). Виды, описанные нами в 20-39 квадратах, отнесены к категории очень часто встречающиеся. Таких видов на территории города преобладающее число – 17 видов, 25,0 %. На территории города во всех квадратах, при обследовании подавляющего числа стволов деревьев, обнаружены такие виды, как *Parmelia sulcata* и нитрофитные: *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. tenella*, *Xanthoria parietina*.

3.2. Эпифитная лишенофлора фоновых территорий

3.2.1. Таксономический анализ

Был проведен учет и анализ видового разнообразия лишайников при выполнении лишеноиндикационного картирования на фоновых территориях, где условно антропогенное воздействие ниже. Для исследования были заложены три пробные площадки: в окрестностях города Зеленоградска, в основании Куршской косы (Ф1), на окраине города Светлогорска, в лесопарковой зоне (Ф2) и придорожная аллея деревьев в Славском районе вдоль дороги п. Большаково – п. Гастеллово (Ф3).

Общий список эпифитных лишенофлоры обследованных фоновых территорий насчитывает 43 вида (приложение 4). В окрестностях города Зеленоградска обнаружено 30 видов лишайников, в Светлогорске в лесопарковой зоне при обследовании выявлено 15 видов, а при изучении лишайников придорожной аллеи – 34 вида.

Эпифитные лишайники фоновых территорий относятся к отделу *Ascomycota*, подотделу *Pezizomycotina*, одному классу *Lecanoromycetes*, трем подклассам, пяти порядкам, 11 семействам и 25 родам (приложение 5).

Среди подклассов ведущую роль по числу видов занимает подкласс *Lecanoromycetidae*, на долю которого приходится 37 видов (88,1 % всего видового состава фоновых территорий). В меньшей степени по числу видов представлены подклассы *Candelariomycetidae* (3 вида, 7,1 %) и *Ostropomycetidae* (2 вида, 4,8 %).

В подклассе *Lecanoromycetidae* порядок *Lecanorales* представлен 21 видом, что составляет половину лишенофлоры фоновых территорий, также ведущую позицию занимает порядок *Caliciales* – 11 видов (26,2 %) и менее представлен порядок *Teloschistales* (5 видов, 11,9 %).

Среднее число видов на одно семейство составляет – 4,0. Из одиннадцати семейств пять имеют видовое богатство выше среднего – *Physciaceae* (9 видов, 20,9 % от общего числа видов), *Lecanoraceae* (8 видов, 18,6 %), *Parmeliaceae* (7 видов, 27,9 %), *Ramalinaceae* и *Teloschistaceae* (по 5 видов, 11,6 %), на долю которых приходится 79,1 % всего видового разнообразия эпифитных лишайников фоновых территорий (рисунок 19).

Среднее число видов на один род составляет – 1,7. Ведущим родом является *Lecanora* (7 видов, 16,3 % всего видового состава). Большая часть родов (17 родов, 39,5 %) представлена единичными видами (таблица 8).

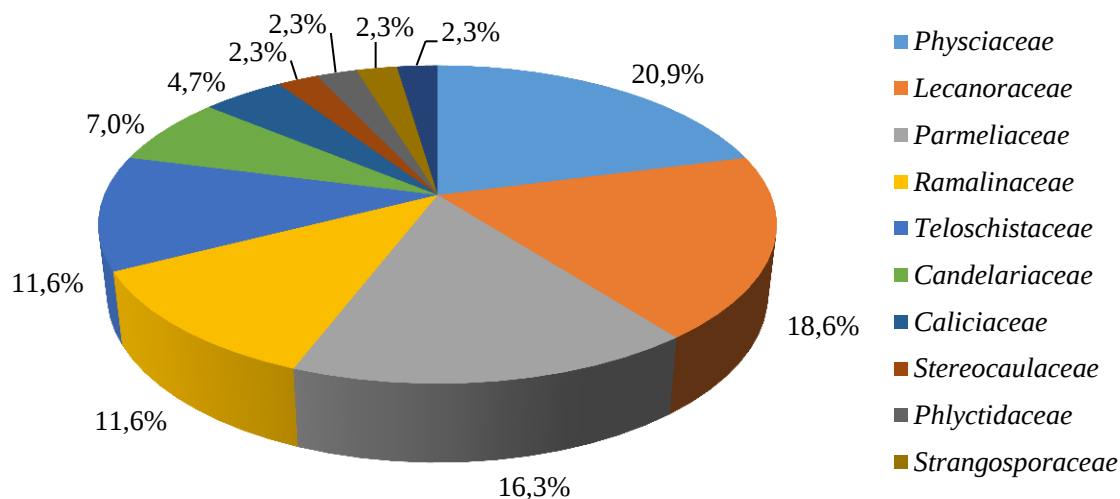


Рисунок 19 – Соотношение семейств в лишенофлоре фоновых территорий

Таблица 8 – Список родов лишенофлоры фоновых территорий

Место во флоре	Род	Число видов	
		абсолютное	доля, %
I	<i>Lecanora</i>	7	16,3
II	<i>Candelariella</i>	3	7,0
	<i>Physcia</i>	3	7,0
	<i>Physconia</i>	3	7,0
	<i>Ramalina</i>	3	7,0
	<i>Xanthoria</i>	3	7,0
III	<i>Phaeophyscia</i>	2	4,7
	<i>Melanelixia</i>	2	4,7
IV	<i>Amandinea</i>	1	2,3
	<i>Buellia</i>	1	2,3
	<i>Anaptychia</i>	1	2,3
	<i>Lecidella</i>	1	2,3
	<i>Evernia</i>	1	2,3
	<i>Hypogymnia</i>	1	2,3
	<i>Melanohalea</i>	1	2,3
	<i>Parmelia</i>	1	2,3
	<i>Pleurosticta</i>	1	2,3
	<i>Bacidia</i>	1	2,3
	<i>Lecania</i>	1	2,3
	<i>Lepraria</i>	1	2,3
	<i>Caloplaca</i>	1	2,3
	<i>Xanthomendoza</i>	1	2,3
	<i>Graphis</i>	1	2,3
	<i>Phlyctis</i>	1	2,3
	<i>Strangospora</i>	1	2,3

3.2.2. Анализ жизненных форм

Согласно классификации по формам роста таллома, на фоновых территориях, выявлены представители всех трех групп лишайников: накипные, листоватые и кустистые (рисунок 20). Было установлено, что преобладают накипные лишайники – к этой жизненной форме относятся 20 видов (46 % всего видового состава), большая часть представителей относится семейству *Lecanoraceae* (8 видов).

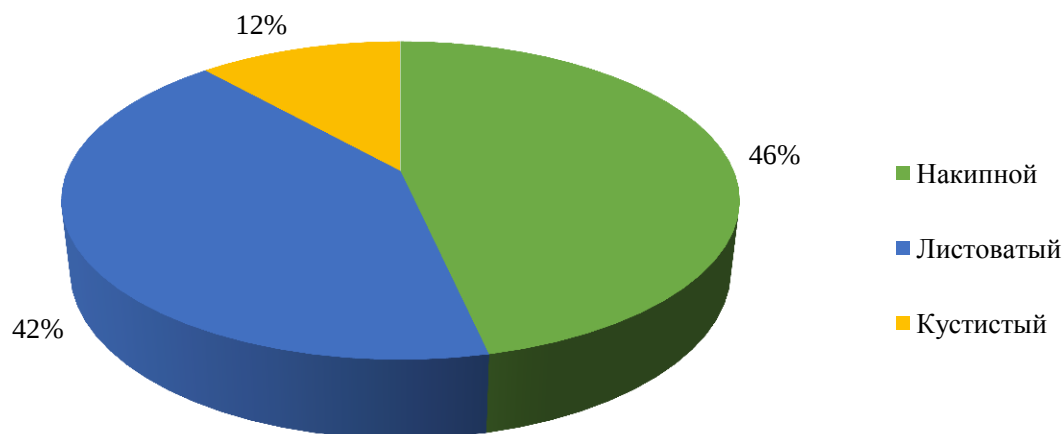


Рисунок 20 – Соотношение жизненных форм лишайников фоновых территорий

Листоватые лишайники также представлены значительным количеством видов – 18 (42 % от общего числа видов), незначительно уступая накипным формам. Большая часть, порядка 45 %, видов листоватых лишайников являются представителями семейства *Physciaceae* (8 видов), в меньшей степени представлены семейства *Parmeliaceae* (6 видов) и *Teloschistaceae* (4 вида).

Немногочисленной среди эпифитных лишайников фоновых территорий является кустистая форма роста таллома, всего 5 видов (12 %) – *Anaptychia ciliaris*, *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *Ramalina fastigiata*, *R. fraxinea*.

3.2.3. Географический анализ

В лихенофлоре фоновых территорий выделено три географических элемента: неморальный, мультизональный и бореальный и пять типов ареала: мультирегиональный, голарктический, евразийский, европейский и евразийско-североафриканский. Распределение видов по географическим элементам и типам ареала приведено в приложении 3.

К неморальному географическому элементу принадлежит большая часть видов (24 вида, 55,9 % от флоры) лишайников фоновых территорий (таблица 9). Среди неморальной лишенофлоры выделены мультирегиональный, голарктический, евразийско-североафриканский и евразийский типы ареалов. К мультирегиональному типу ареала относится 13 видов, к голарктическому типу - 9, евразийско-североафриканский ареал имеет один вид – *Pleurosticta acetabulum*. Евразийский тип ареала характерен для лишайника *Ramalina fastigiata*, ареал которого охватывает зону широколиственных лесов Евразии.

Таблица 9 – Состав географических элементов и типов ареала флоры лишайников фоновых территорий

Элемент	Тип ареала					Всего видов	Доля от общего числа видов, %
	Евразийский	Европейский	Евразийско-североафриканский	Голарктический	Мультирегиональный		
Неморальный	1	-	1	9	13	24	55,9
Мультизональный	-	-	-	2	8	10	23,2
Бореальный	-	1	-	6	2	9	20,9
Всего видов	1	1	1	17	23	43	100,0
Доля от общего числа видов, %	2,3	2,3	2,3	39,6	53,5	100,0	-

Мультизональный географический элемент объединяет 10 видов лишайников (23,2 %), в нем для лишенофлоры фоновых территорий выделено два типа ареала: голарктический и мультирегиональный. К голарктическому типу отнесены лишайники *Lecanora hagenii* и *Xanthomendoza fulva*, в свою очередь, мультирегиональный тип ареала характерен для 8 видов – *Buellia griseovirens*, *Caloplaca holocarpa*, *Candelariella vitellina*, *Lecidella elaeochroma*, *Lepraria incana*, *Parmelia sulcata*, *Physcia caesia* и *Xanthoria candelaria*.

К бореальному географическому элементу отнесено 9 видов (20,9 %). В бореальной лишенофлоре выделено три типа ареала: голарктический, мультирегиональный и европейский. Голарктический тип ареала свойственен 6 видам – *Lecania naegeli*, *Lecanora symmicta*, *Melanelixia subaurifera*, *Melanohalea exasperatula*, *Strangospora pinicola* и *Xanthoria polycarpa*. Мультирегиональный тип ареала свойственен двум видам – *Amandinea punctata* и *Hypogymnia physodes*. К европейскому типу ареала относится один вид – *Lecanora expallens*.

3.3. Сравнительный анализ лишенофлоры города Калининграда

Мы провели сравнительный анализ (приложение 6) флоры лишайников Калининграда с историческими данными (раздел 1.5.2) и фоновыми территориями. В современной лишенофлоре города выявлено 68 эпифитных лишайников, что более чем в три раза превышает описанное на рубеже XIX – XX века видовое разнообразие города – 20 видов. Как нами уже было отмечено ранее, видовое разнообразие лишайников в Калининграде исследовано фрагментарно и не в полном объеме, что подтверждается отсутствием в представленном списке таких эпифитных видов, как *Xanthoria parietina*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia tenella*, *Parmelia sulcata* и др. В то же время, при изучении современной лишенофлоры города не обнаружены накипные виды – *Calicium lichenoides*, *Caloplaca cerina*, *Diplotomma epipolium*, *Lecanora allophana*, *L. sambuci*, кустистый *Ramalina fastigiata* и листоватый *Hypotrachyna revoluta*, являющийся редким видом, занесенным в Красную книгу Калининградской области [Петренко, 2010].

При сравнении городской лишенофлоры с фоновыми территориями, где при лишеноиндикационном картировании обнаружено всего 43 эпифитных лишайника, в Калининграде не выявлены следующие виды: *Graphis scripta*, *Lecanora allophana*, *L. argentata*, *Ramalina fastigiata* и *Xanthomendoza fulva*, впервые обнаруженный на территории Калининградской области (раздел 3.4). Хотелось бы подчеркнуть, на фоновых территориях, где потенциально видовое разнообразие должно быть больше, нами выявлено меньшее число видов. Это связано с тем, что обследованная площадь и количество форофитов в Калининграде значительно превышает таковые на фоновых территориях.

В целом, видовое разнообразие эпифитной лишенофлоры города соответствует 12,5 % от общего числа лишенизированных грибов Калининградской области [Дедков и др., 2007]. При сравнении флоры города с наиболее исследованными территориями региона – Куршской и Балтийской косой, где проводилось комплексное изучение видового богатства лишайников и обнаружено 184 эпифитных вида [Петренко, 2005], было установлено, что лишенофлора города представлена меньшим числом видов, и составляет приблизительно 37 % от обозначенных выше территорий. Эпифитные лишайники Куршской и Балтийской косы относятся к 31 семейству и 68 родам, что в два раза превышает аналогичные показатели города. Также наблюдается снижение среднего числа видов на один род с 2,5 до 1,9 и вовлечением в доминирующие рода таких, как *Arthonia*, *Chaenotheca*, *Opegrapha* и *Micarea*, которые не выявлены на обследованной территории города. Отсутствие представителей данных родов в составе городской лишенофлоры можно объяснить тем, что эти виды накипных лишайников являются типичными представителями лесных экосистем [Петренко, 2005], и, вероятней всего,

не выдерживают антропогенную нагрузку и конкуренцию со стороны других видов лишайников в городских условиях (рисунок 21).



Рисунок 21 – Плотное покрытие ствола дерева нитрофитными лишайниками:

1 – *Phaeophyscia orbicularis*, 2 – *Physcia adscendens*, 3 – *P. tenella*

Как показывают многочисленные исследования [Малышева, 2005а, 2005b; Бязров, 2009; Windisch, 2016; Kirschbaum, 2016], состав и численность эпифитных лишайников в городах зависит от ряда факторов, таких как географическое положение (зональность растительности), специфика городских условий – сильное антропогенное воздействие, загрязнение воздуха, изменения микроклиматических параметров урбоэкосистем и т.д. Также, на наш взгляд, немаловажную роль играет фактор субъективного характера – выбор методов и подходов для изучения видового разнообразия, комплексность и масштаб исследований, квалификация и опыт исследователя. В связи с этим, мы считаем, что список видов эпифитных лишайников г. Калининграда не является завершенным и в дальнейшем может быть расширен за счет увеличения площади исследуемой территории, например, при изучении лихенофлоры городских лесов. Как показывает мировой опыт, в случае улучшения экологической обстановки, уменьшения загрязнения атмосферного воздуха, лишайники способны реинтродуцировать урбоэкосистемы. В частности, в результате долгосрочного мониторинга (с 1970 по 2015 год) эпифитной лихенофлоры в Германии в городах Гиссен и Вецлар [Kirschbaum, 2016], было показано, что на фоне улучшающихся экологических показателей атмосферного воздуха происходит постепенное увеличение видового разнообразия лишайников городских территорий (рисунок 22).

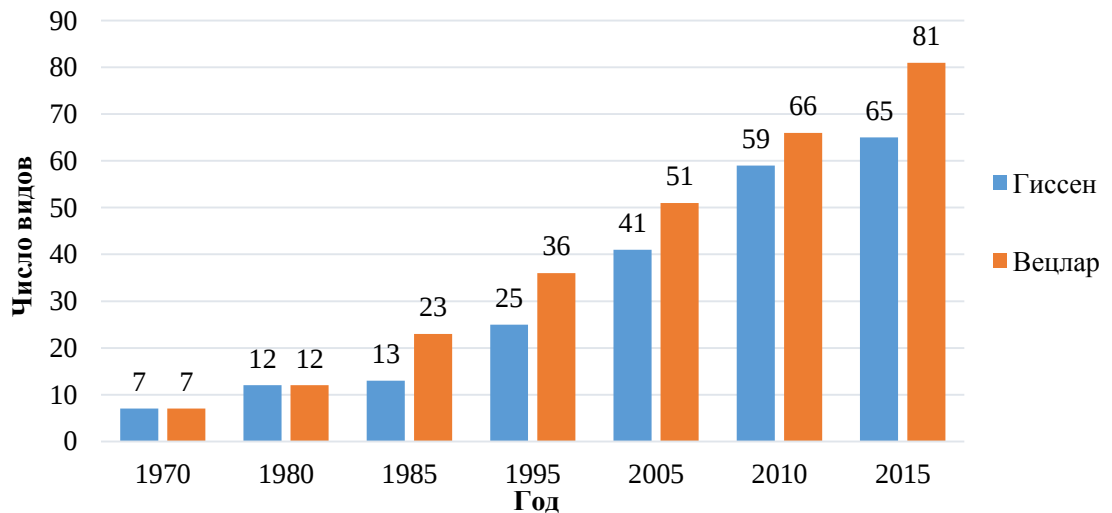


Рисунок 22 – Увеличение числа видов лишайников в городах Вецларе и Гиссене в период между 1970 и 2015 годами [Kirschbaum, 2016]

Несмотря на вышесказанное, в лишайнофлоре Калининграда присутствует большое число одновидовых родов (30 % от общего числа видов), что свидетельствует о значительном таксономическом разнообразии и хорошей изученности исследуемой лишайнофлоры [Малышева, 2005а, 2005b, 2005с; Цуриков, 2013]. Данный факт также иллюстрируется при количественном сравнении полученных нами результатов с эпифитной лишайнофлорой городов сопредельных государств и ряда городов России. Так, выявленное видовое разнообразие эпифитных лишайников Калининграда в той или иной степени сопоставимо с эпифитной лишайнобиотой таких городов, как Павловск – 60 видов [Малышева, 2013], Гиссен (Германия), где обнаружено 65 видов [Kirschbaum, 2016], Киев (Украина) – 65 видов [Dymytrova, 2009] и Бердск - более 75 видов [Романова, 2008].

Эпифитная лишайнофлора исследуемой территории уступает на 20–55 % по числу видов таким городам, как Вецлар (Германия) – 81 вид [Kirschbaum, 2016], Краснодар порядка 80 видов [Криворотов, Звержановский, 2006], Кропоткин – 86 видов [Криворотов, Затеева, 2005], Ашаффенбург (Германия) – 87 видов [Vorbeck et al., 2016], Новосибирск – примерно 130 видов [Свирко, 2006], Кемерово - около 140 видов [Романова, 2011] и Москва – 149 видов [Бязров, 2009]. Но в то же время выше на 20-80 % по видовому составу, чем во многих других городах, например, Ополе (Польша), где выявлено 12 видов при обследовании центральной части города [Górka, Sokol, 2015], Благовещенск – 16 видов [Галанин, Щекина, 2004], Тамбов – 18 видов [Яндовка и др., 2007], Элиста – 18 [Стаселько и др., 2013], Саратов - более 20 [Ерофеева и др., 2015], Клайпеда (Литва) – 21 вид из центральной части города [Nekrošienė, 2012], Ставрополь – 21 вид [Зеленская и др., 2012], Костомушка – 25 [Гайдыш, Тарасова, Марковская, 2013], Тверь – 30 [Уразбахтина, Дементьева, 2003], Астрахань – 36 [Закутнова, 2004], Липецк – 36 [Меркурьева, 2011], Краков (Польша) – 39 [Słaby, Lisowska, 2012], Куршумлия (Сербия) – 42

[Ristić et al., 2017], Иркутск – 44 [Лиштва, Вершинина, 2011], Гомель (Белоруссия) – 48 кустистых и листоватых видов [Цуриков, 2013], Красноярск – 52 [Крючкова, 2006], Уфа – 52 вида [Миннуллина, 2006], Екатеринбург – 54 вида [Пауков, 2001], и Мюнхен (Германия), где выявлено 57 эпифитных лишайника [Vorbeck, Windisch, 2001].

Как для Калининграда, так и Калининградской области [Дедков и др., 2007], основу лишенобиоты составляют представители класса *Lecanoromycetes*, подкласса *Lecanoromycetidae* с доминированием порядка *Lecanorales*. Это вполне объяснимо в связи с тем, что данный класс лишенизированных грибов является наиболее широко представленным на планете и объединяет около 15,1 тысяч видов, включенных в 701 род (78 % от всего видового разнообразия) [Lücking et al., 2016]. В свою очередь, порядок *Lecanorales* представлен 6231 видом (32 %), относящимся к 234 родам [Lücking et al., 2016], которые заселяют все географические регионы и являются довольно типичными для видового разнообразия лишайников умеренных широт Голарктики, что подтверждается многочисленными исследованиями [Голубкова, 1983; Малышева, 2005а; Конорева, 2008; Цуриков, 2013; Сониная, 2014; Чесноков, 2017].

Нами было установлено, что четыре семейства в лишенобиоте Калининграда являются доминирующими (72 % от общего числа видов) – это семейство *Parmeliaceae*, *Physciaceae*, *Lecanoraceae* и *Ramalinaceae*. Схожая картина наблюдается на исследованных нами фоновых территориях, несмотря на более низкое видовое разнообразие эпифитных лишайников, а также в лишенофлоре Балтийской и Куршской кос [Петренко, 2005]. В той или иной степени, семейства *Parmeliaceae*, *Physciaceae* и *Lecanoraceae* являются типичными для региональных и локальных флор лишайников умеренных широт, так, например, они составляют ядро лишенофлоры городов Европейской части России [Малышева, 2005а], некоторых городов Урала [Пауков, 2001], Западной Сибири [Свирко, 2006; Романова, 2008; Романова, 2011], Восточной Сибири [Лиштва, Вершинина, 2011] и Дальнего Востока [Галанин, Щекина, 2004]. Присутствие среди доминирующих семейств *Physciaceae* и *Ramalinaceae* и выраженной роли семейства *Teloschistaceae* (5 видов) подчеркивает принадлежность флоры к южному варианту умеренных лесных лишенобиот, но в то же время доминирование семейства *Parmeliaceae* отражает бореальный характер флоры [Малышева, 2005а; Цуриков, 2013]. Следовательно, лишенофлора города Калининграда подчеркивает переходный, гетерогенный характер растительности Калининградской области, что соответствует географическому положению и современной экологической обстановке в регионе. В целом, систематическая структура лишенофлоры Калининграда отражает не только географические и экологические особенности Калининградской области, но и специфику распространения лишайников в городских условиях – систематическая структура флоры лишайников Калининграда является характерной для урболишенобиоты, что было выявлено в большинстве вышеперечисленных городов.

Согласно географическому анализу, в лишенофлоре Калининграда преобладают виды лишайников, относящиеся к неморальному географическому элементу (31 вид, 45,6 %), в меньшей степени представлены бореальный (24 вида, 35,3 %) и мультизональный (13 видов, 19,1 %) элементы. На фоновых территориях также наблюдается доминирование лишайников неморальной флоры (24 вида, 55,9 %). Преобладание во флоре того или иного геоэлемента отражает географические особенности территорий. Так, большая часть территории России расположена в Циркумбореальной подобласти Бореального подцарства Голарктики, в связи с этим в лишенофлоре некоторых городов Европейской России, городов Урала и Сибири отмечается преобладание бореального географического элемента [Пауков, 2001; Малышева, 2005a; Свирко, 2006; Романова, 2008].

Хотелось бы отметить, что экологическое распределение лишайников по субстратам и распределение географических элементов среди эпифитов, как указывает Наталья Владимировна Малышева с соавторами [Малышева и др., 1980], зависит не только от сходства физико-химических характеристик коры деревьев, но и определяется типом ареала видов деревьев, на которых обитают те или иные виды лишайников. Например, при изучении лишенофлоры Куршской и Балтийской косы, где также отмечено преобладание бореального элемента (85 видов, 46,2 %) и менее выражены неморальный (68 видов, 36,9 %) и мультизональный (23 вида, 12,5 %), остальные элементы составляют незначительную долю (8 видов, 4,4 %), было установлено, что на ели, ольхе, березе и сосне доминируют бореальные лишайники, на дубе, иве и рябине соотношение бореальных и неморальных лишайников практически одинаково, а на ясене, вязе, липе и осине доминируют неморальные виды [Петренко, 2005].

Преобладание лишайников, относящихся к неморальному географическому элементу обусловлено тем, что изучение видового разнообразия эпифитных лишайников города осуществлялось на таких широколиственных видах деревьев, как клен псевдоплатановый, липа мелколистная, ясень обыкновенный, клен остролистный и др.

Наряду с этим, в спектре географических элементов урбанолихенофлор таких городов как Санкт-Петербург, Новосибирск и Гомель, наблюдается повышение доли неморальных видов, по сравнению с историческими данными и современными пригородными территориями [Малышева, 1996; Свирко, 2006; Цуриков, 2013]. По мнению Евгении Эдуардовны Мучник [Мучник, 2003], данный процесс свидетельствует об антропогенной трансформации лишенофлоры, ее унификации и «размытии» зональности (преобразование типичных бореальных урболихенофлор в неморальные).

Среди пяти типов ареала в лишенофлоре Калининграда значительно участие видов мультирегионального типа (38 видов, 56,0 %), в меньшей степени голарктического (27 видов,

39,8 %). Единичные виды имеют ограниченный ареал – европейский, евразийский, евразийско-североафриканский (3 вида, 4,2 %). Аналогичное распределение по типам ареала наблюдается на исследованных фоновых территориях. Преобладание мультирегионального типа ареала свидетельствует о низкой специфичности лишенобиоты, что также характерно для лишенофлоры Куршской и Балтийской кос [Петренко, 2005].

Таким образом, лишенобиота города Калининграда отражает как географическое положение территории, так и свидетельствует об антропогенной трансформации лишенофлоры. В целом лишенофлору Калининграда можно описать как неморально-бореальную с участием мультирегиональных видов и обладающую низкой специфичностью.

По результатам анализа жизненных форм лишайников было установлено, что в Калининграде преобладают листоватые лишайники (32 вида, 47 % всего видового состава), в меньшей степени выражены накипные (27 видов, 40 %) и кустистые (9 видов, 13 %). В свою очередь на фоновых территориях ведущую позицию занимают накипные виды (20 видов, 46 %), незначительно уступают листоватые (18 видов, 42 %) и менее выражены кустистые формы (5 видов, 12 %). Схожая картина наблюдается в лишенофлоре кос [Петренко, 2005], где доминируют накипные лишайники (125 видов, 68 % от всех эпифитов), листоватые формы представлены 32 видами (17,4 %), кустистые – 27 видами (14,6 %).

При изучении разнообразия всех эколого-субстратных групп, таких городов как Астрахань, Бердск, Казань, Кемерово, Москва, Новосибирск, Павловск, Санкт-Петербург показано, что в лишенофлоре наблюдаются следующие соотношения жизненных форм: накипные лишайники занимают ведущую роль и составляют 45-64 % видового разнообразия; меньшую долю занимают листоватые формы – 25-51 % и менее всего представлены кустистые лишайники – 2-29 % [Закутнова, 2004; Романова, 2008; Байбаков, 2003; Малышева, 2005а; Романова, 2011; Свирко, 2006; Малышева, 2013]. В городах Кропоткин и Иркутск, где проводилось исследование только эпифитной лишенофлоры, наблюдаются схожие соотношения: накипные (45-50 %), листоватые (43 %), кустистые формы (7-12 %) [Криворотов, Затева, 2005; Лиштва, Вершинина, 2011]. Наблюдается явное преобладание накипных жизненных форм лишайников. Данная закономерность характерна для различных по площади и географическому положению территорий и связано это с тем, что накипные лишайники значительно доминируют в мировой лишенофлоре [Малышева, 2005а].

Обнаруженное распределение жизненных форм лишенофлоры г. Калининграда, с преобладанием листоватых лишайников, является не совсем типичным для урбанизированных территорий. Вероятнее всего, данный факт связан с субъективными особенностями изучения эпифитной лишенофлоры, например, методическим подходом к исследованию, и объективными факторами – накипные лишайники не выдерживают конкуренции со стороны листоватых

нитрофитных видов, встречающихся на всей обследованной территории. Следовательно, соотношение жизненных форм в лишенофлоре г. Калининграда в той или иной степени может свидетельствовать об антропогенном изменении естественной лишенобиоты, со смещением спектра в сторону доминирования листоватых лишайников.

Таким образом, в составе современной лишенофлоры города Калининграда насчитывается 68 эпифитных вида, систематическая структура которых отражает как географическое положение территории, с сохранением черт естественных лишенофлор, так и свидетельствует об антропогенной трансформации: преобладают листоватые, неморально-бореальные лишайники с участием мультирегиональных видов, обладающие низкой специфичностью.

3.4. Новые и нуждающиеся в охране виды лишайников Калининградской области

В результате проведенных исследований впервые было обнаружено три новых вида для Калининградской области – *Punctelia jeckeri*, *Punctelia subrudecta* и *Xanthomendoza fulva*, а также обнаружены местообитания листоватого лишайника *Flavoparmelia caperata*, считавшегося исчезнувшим в регионе.

Листоватый лишайник **пунктелия Джекера** – *Punctelia jeckeri* представлен на рисунке 23. На территории города является редко встречающимся, обнаружен в трех квадратах: G-14 (месторасположение форофита: N54.728138°, E20.491476°), H-15 (N54.717336°, E20.516388°) и L-17 (N54.681959°, E20.543410°), на стволах ясеня обыкновенного, липы мелколистной и клена остролистного (рисунок 24). На территории России данный вид встречается на севере Европейской части, в Краснодарском крае, на Кавказе и юге Дальнего Востока [Список ..., 2010, Исмаилов, Урбанавичюс, 2013; Урбанавичене, Урбанавичюс, 2016; Ismailov, 2017]. Вид занесен в Красную книгу Санкт-Петербурга с категорией статуса редкости RE(0) – вероятно, исчезнувший в регионе [Перечень ..., 2014].

Был проведен анализ распространения данного вида на территории сопредельных государств – Эстонии, Латвии, Литвы, Белоруссии, Польши и Германии. Пунктелия Джекера на территории Белоруссии встречается в южных районах республики и является редко встречающимся, в настоящее время рассматривается вопрос о включении в следующий выпуск списка охраняемых видов лишайников со статусом «находящийся на грани полного исчезновения» [Белый, 2016; Tsurukau et al., 2015].



Рисунок 23 – Лишайник *Punctelia jeckeri*: 1 – общий вид таллома; 2 – лопасти с краевыми сораями

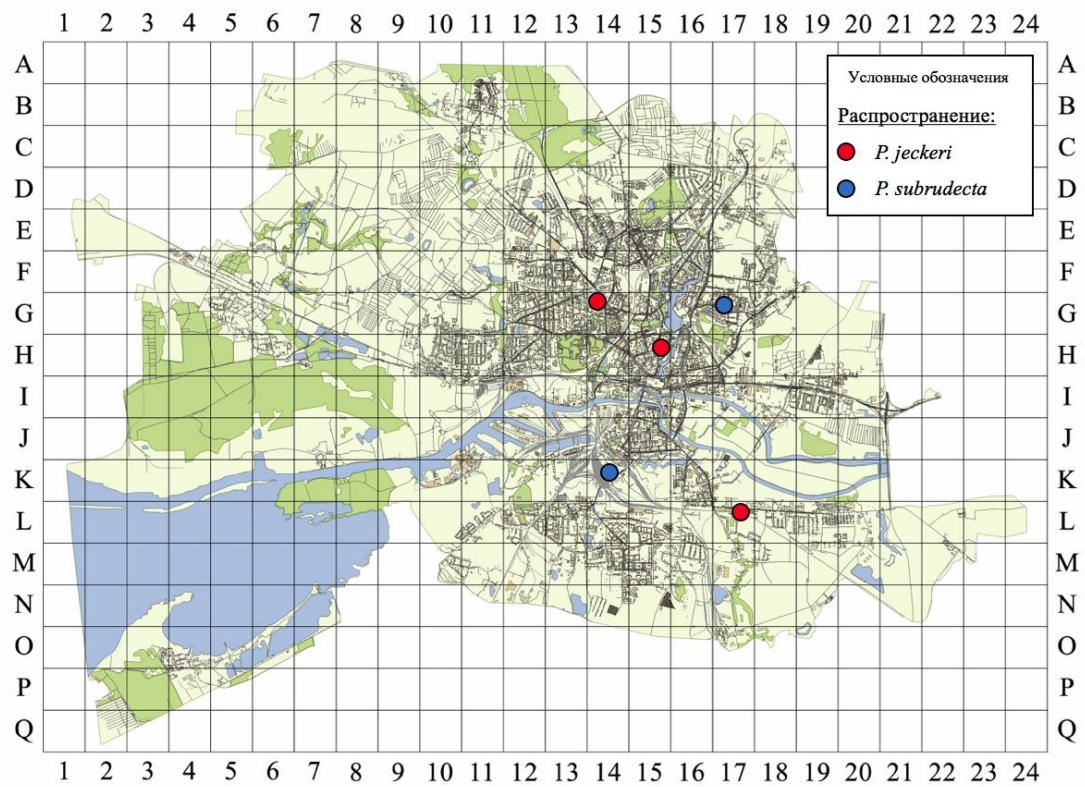


Рисунок 24 – Распространение лишайников рода *Punctelia* в городе Калининграде

В Литве известно несколько местообитаний пунктелии Джекера, вид отмечен как очень редко встречающийся, планируется включение в список охраняемых видов лишайников со статусом «находящийся на грани полного исчезновения» [Kukwa, Motiejūnaitė, 2010; Motiejūnaitė et al., 2017; Motiejūnaitė, 2017]. В Польше *P. jeckeri* регистрировался, преимущественно, в южной и юго-восточной частях страны, отмечен в северных районах Польши, в непосредственной близости к границе Калининградской области [Szymczyk et al.,

2015]. В настоящее время вид находится под угрозой исчезновения, предлагается к включению в новое издания «Красного списка лишайников» с охранным статусом «уязвимый» [Szymczyk et al., 2015; Fałtynowicz et al., 2016; Fałtynowicz, Kossowska, 2016]. Пунктелия Джекера в широко распространена в центральных и южных районах Германии [Wirth et al., 2013]. В Эстонии и Латвии данный вид не отмечен [Randlane, Saag, 1999; Piterāns, 2001; Āboliņa et al., 2015; Randlane et al., 2016; Motiejūnaitė et al., 2016; Moisejevs, 2017].

Листоватый лишайник **пунктелия грубоватая** – *Punctelia subrudecta*, внешний вид таллома изображен на рисунке 25, в городе Калининграде обнаружена в двух квадратах: G-17 (N54.726516°, E20.534939°) и K-14 (N54.689914°, E20.495470°) на стволе липы мелколистной и ясеня обыкновенного (рисунок 24). В России вид известен на Южном Урале, Кавказе, в Алтайском крае, Южной Сибири, Амурской области и на Юге Дальнего Востока, вид отмечается в Красных книгах Красноярского края, Иркутской области, Республики Бурятия [Галанин, Щекина, 2004; Давыдов, 2005; Вершинина и др., 2010; Список ..., 2010; Харпухаева, 2013; База биоразнообразия ..., 2017].

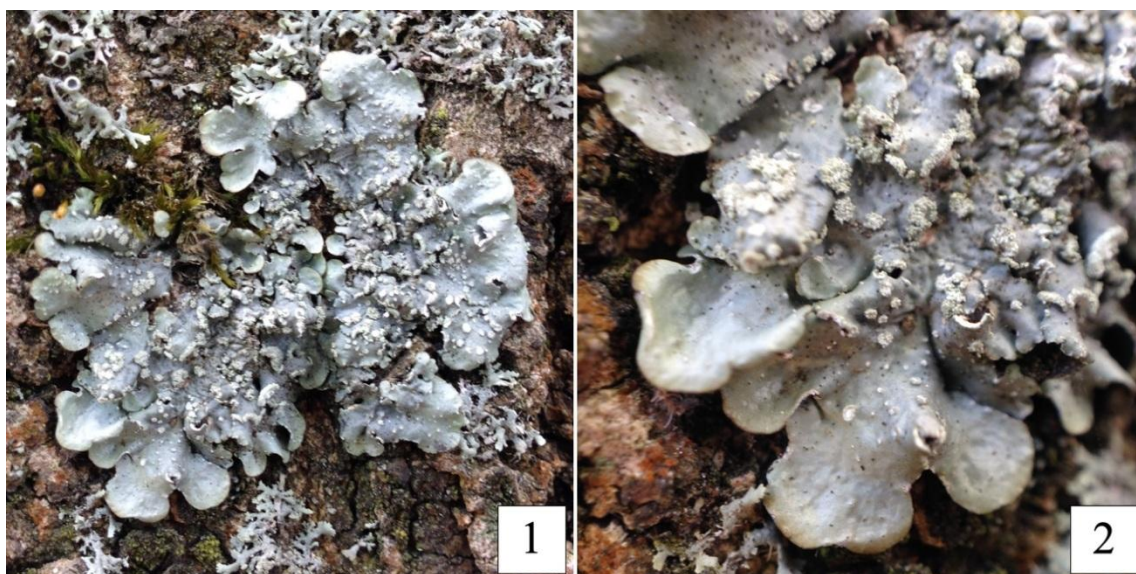


Рисунок 25 – Лишайник *Punctelia subrudecta*: 1 – общий вид таллома; 2 – лопасти с округлыми, шарообразными поверхностными сораями

В Белоруссии вид отмечен в южных районах, также имеется одна локализация в северной части страны, занесен в Красную книгу со статусом «находящийся на грани полного исчезновения» [Красная книга ..., 2015; Белый, 2016; Tsurykau et al., 2015]. Вид занесен в Красную книгу Литвы с охранным статусом «исчезнувший» [Rašomavičius, 2007]. К настоящему времени известно только одно местообитание на территории Литовской республики [Kukwa, Motiejūnaitė, 2010; Motiejūnaitė et al., 2017; Motiejūnaitė, 2017].

На территории Польши *P. subrudecta* показывает очень схожую структуру распространения, как *P. jeckeri*, но с меньшим количеством мест обитания в северной части

страны [Szymczyk et al., 2015; Fałtynowicz et al., 2016]. Для территории Польши отмечен как «уязвимый», а в Гданьском Поморье имеет статус «находящийся на грани полного исчезновения» [Cieśliński et al., 2003; Fałtynowicz, Kukwa, 2003; Fałtynowicz, Kossowska, 2016]. В Эстонии занесен в Красную книгу с категорией «вероятно исчезнувший в регионе» [Lilleleht et al., 1998; Randlane et al., 2008]. Пунктелия грубоватая широко распространена в центральных и южных районах Германии [Wirth et al., 2013]. Для территории Латвии вид не отмечен [Piterāns, 2001; Āboliņa et al., 2015; Motiejūnaitė et al., 2016; Moisejevs, 2017].

Основная область распространения рода *Punctelia* (примерно 35 видов) находится в Африке, а также Северной и Южной Америке, они распространены от умеренной зоны широколиственных лесов до Средиземноморья, обладают субатлантической тенденцией расширения ареала и заселяют умеренно кислую кору лиственных деревьев, выбирают хорошо освещенные и слабо- или неэвтрофицированные местообитания [Wirth et al., 2013]. Примечательным является то, что виды лишайников рода Пунктелия постепенно расширяют свой ареал обитания с юга на север. Например, на территории центральной и южной Германии за последние 10-15 лет появилось три новых теплолюбивых вида: *P. borrieri* (Sm.) Krog, *P. jeckeri* и *P. subrudecta*. Данную тенденцию связывают с климатическими изменениями в экосистемах – повышением среднегодовой температуры и уменьшением влажности воздуха, что особо ощутимо в городских условиях [Insarov, Schroeter, 2002; Cezanne et al., 2008; Vogel, 2009].

Ксантомендоза красно-желтая – *Xanthomendoza fulva*, внешний вид таллома изображен на рисунке 26, единственное местообитание расположено в окрестностях поселка Гастеллово (рисунок 27) на стволе клена остролистного (N55.007569°, E21.540270°).

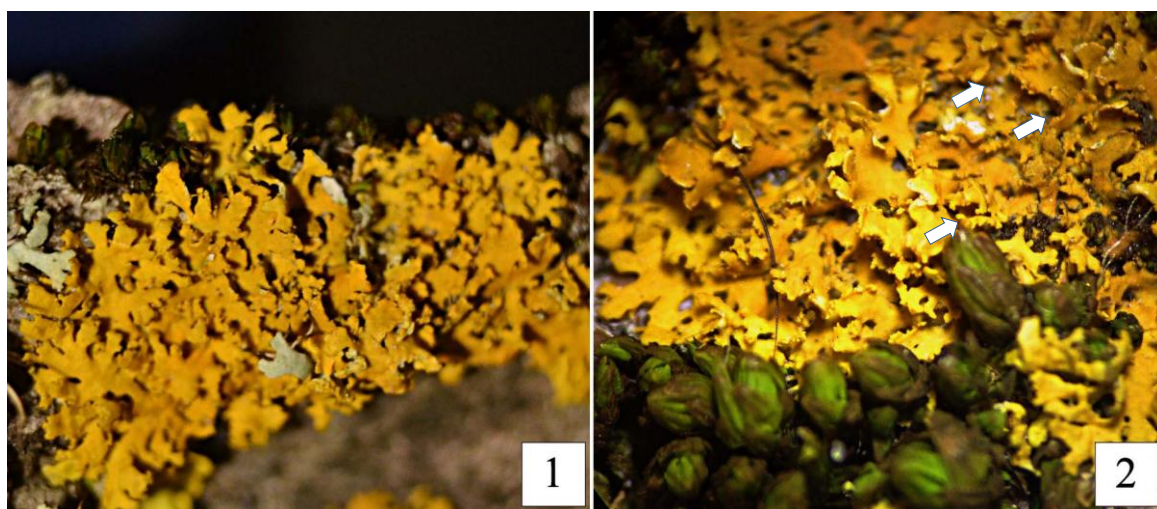


Рисунок 26 – Лишайник *Xanthomendoza fulva*: 1 – общий вид таллома; 2 – лопасти с бластидиями



Рисунок 27 – Распространение лишайника *Xanthomendoza fulva* в Калининградской области

Вид встречается в северной и центральной части Европейской России, в Тверской области, на Южном Урале и в Южной Сибири [Список ..., 2010; Нотов и др., 2011; Davydov, Konoreva, 2017]. Распространен в Европе, Азии, Северной Америке [Определитель ..., 2004].

В настоящее время в Белоруссии лишайник известен в трех районах: первая находка вида сделана на территории города Гомель [Цуриков, 2013; Яцына, Кондратюк, 2013]. В Германии вид встречается редко, в основном в горных районах на коре придорожных деревьев лиственных пород с субнейтральной корой, внесен в «Красный список» с охранным статусом «уязвимый» [Wirth et al., 2011; Wirth et al., 2013]. В Польше вид отмечен в «Красном списке» с пометкой о недостаточности данных, в северо-восточной части страны имеет статус «вымирающий» [Cieśliński et al., 2003; Fałtynowicz, Kossowska, 2016]. Вид отмечен в нескольких точках в западной части Латвии, охранный статус не имеет [Motiejūnaitė et al., 2016]. В Литве и Эстонии ксантомендоза красно-желтая встречается довольно редко, описано несколько местообитаний [Randlane, Saag, 1999; Randlane et al., 2016; Motiejūnaitė, 2017].

На территории Калининграда обнаружено одно местообитание листоватого лишайника *Flavoparmelia caperata* – **флавопармелия козлиная** или морщинистая. Местообитание располагается в квадрате Н-13 (N54.717086°, E20.475833°), охватывающем территорию Центрального парка культуры и отдыха. Вид обнаружен на коре клена остролистного (рисунок 28).

Флавопармелия козлиная занесена в «список видов исчезнувших с территории Калининградской области за последние 50 лет» и включена в список видов «нуждающихся в особом внимании и контроле» [Красная книга ..., 2010]. По литературным данным вид

отмечался немецкими лишенологами более ста лет назад на территории Куршской косы и в Неманском районе [Ohlert, 1870; Lettau, 1912; Lettau, 1919; Дедков и др., 2007].



Рисунок 28 – Внешний вид *Flavoparmelia caperata* с некротическими повреждениями

В настоящее время известно три местообитания *F. caperata* в Калининградской области. Первое местообитания расположено непосредственно в городе Калининграде. Два других местообитания находятся в непосредственной близости к гнездовым колониям большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L.), которые располагаются на юго-восточном и юго-западном берегу Куршского залива [Пунгин и др., 2015b; Чайка, 2017; Pungin et al., 2018]. В данных местообитаниях *F. caperata* поселяется на стволах ольхи черной. Близкое расположение колонии птиц несет потенциальную угрозу гибели лишайников из-за загрязнения среды и изменений условий обитания, связанных с ростом численности птиц и расширения площади колонии. Таким образом, к настоящему времени доподлинно известно три местообитания флавопармелии козлиной на территории Калининградской области и два местообитания по историческим данным (рисунок 29).

Вид распространен в Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Северной, Центральной и Южной Америке, Азии, Африки и Европе. В основном произрастает в лесной зоне, на равнине и в горах. Изредка заходит в Арктику и поднимается выше лесного пояса в горах [Определитель ..., 1971]. В России данный вид встречается в Европейской части, на Урале, Кавказе, в Западной, Восточной и Южной Сибири и на юге Дальнего Востока [Список ..., 2010]. Флавопармелия козлиная включена в Красные книги Санкт-Петербурга и Ленинградской области со статусом «уязвимый» вид [Котлов, 2000; Котлов, 2004], Псковской – «сокращающийся в численности» [Истомина, Лихачева, 2014], Московской – «находящийся под угрозой исчезновения» [Бязров, Толпашева, 2008], Рязанской – статус не определен [Мучник, Конорева, 2011], Тверской – «редкий» [Катаускайте, 2013], Тульской областей –

«уязвимый» вид [Гудовичева, 2010] и в Пермском крае со статусом «находящийся под угрозой исчезновения» [Шкараба, Шаяхметова, 2008].

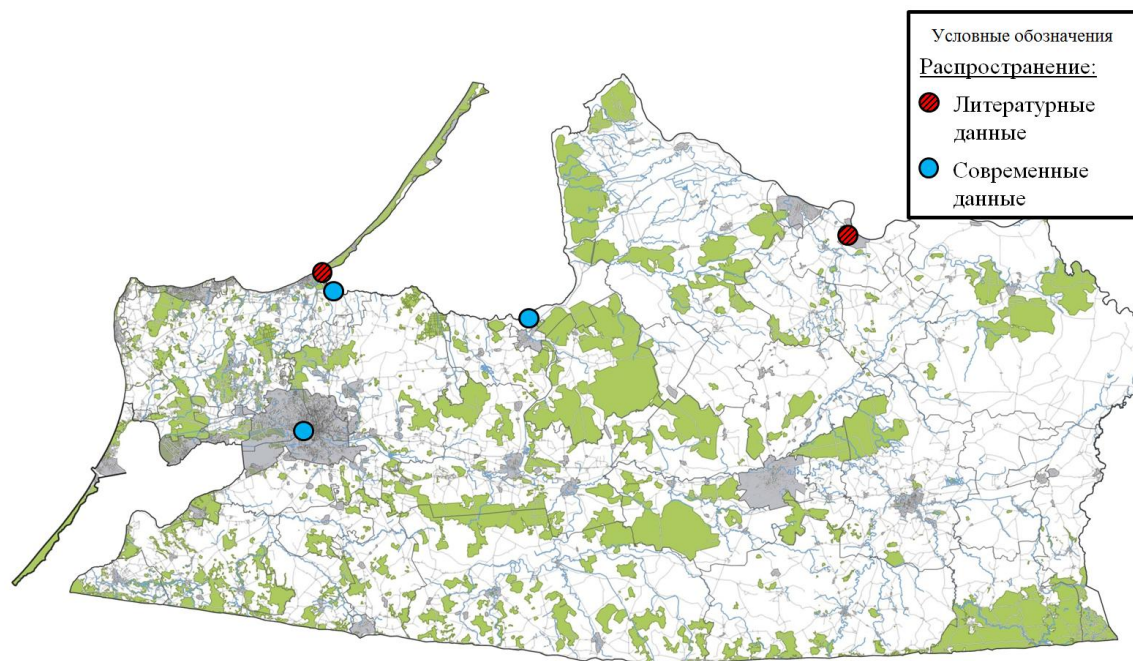


Рисунок 29 – Распространение *Flavoparmelia caperata* на территории Калининградской области

Был проведен анализ распространения данного вида на территории сопредельных государств – Эстонии, Латвии, Литвы, Белоруссии, Польши и Германии. Во второй половине XX столетия вследствие влияния кислотных загрязнений атмосферного воздуха встречаемость вида была снижена в Центральной Европе, в настоящее время в Германии является широко распространенным видом [Wirth et al., 2013]. В Белоруссии *Flavoparmelia caperata* произрастает повсеместно [Горбач, 1973; Цуриков, 2013]. В Эстонии вид является редким, занесен в Красный список со статусом «вымирающий» [Randlane, Saag, 1999; Randlane et al., 2008]. Вид отмечен для территории Латвии [Piterāns, 2001]. В Литве известно 11 местообитаний, занесен в Красную книгу со статусом «уязвимый» [Rašomavičius, 2007]. Занесен в Красный список лишайников Польши, Гданьского Поморья и Северо-Восточной Польши со статусом «вымирающий» [Cieśliński et al., 2003; Fałtynowicz, Kukwa, 2003; Fałtynowicz, Kossowska, 2016].

Таким образом, данные лишайники по их численности на территории Калининградской области характеризуются как единично или редко встречающиеся. На основании вышеизложенного и в целях сохранения видового разнообразия лишайников города Калининграда и Калининградской области, рекомендуется включение трех новых для региона видов в очередное издание Красной книги Калининградской области, а также изменение статуса для лишайника флавопармелия козлиная. Дополнительными аргументами по включению данных видов в Красную книгу является произрастание в уязвимых

местообитаниях: на придорожных деревьях, в пределах г. Калининграда и вблизи колоний большого баклана, где высока вероятность нарушения или уничтожения местообитаний. Также необходимо учитывать охранный статус видов в странах Балтийского региона и вероятное произрастание видов рода *Punctelia* в пределах северной границы своего ареала. Ниже представлены краткие очерки данных таксонов, где рассмотрены предлагаемые категории статуса редкости, принятые в Красной книге Калининградской области, дано описание таксона, с использованием отечественных и зарубежных определителей [Определитель..., 1971; Определитель..., 2004; Smith et al., 2009; Wirth et al., 2013; Wirth, Kirschbaum, 2014], указывается распространение, современное состояние, лимитирующие факторы и необходимые меры охраны.

Флавопармелия козлиная – *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale

Семейство *Parmeliaceae* Zenker

Статус. Категория 3 — редкий вид.

Краткое описание. Таллом листоватый, розетковидный до неправильной формы, в диаметре достигает 20 см. Лопастей шириной до 15 мм, тесно прижатые с закругленными концами, часто налегающие друг на друга. Окраска верхней поверхности таллома желтовато-зеленоватая, гладкая или слегка морщинистая, часто с развитыми соредиями, изидии встречаются редко. Нижняя сторона таллома темно-коричневая, матовая, имеет темные простые. Сорали извилисто-завитые или кратеровидные, одноцветные со слоевищем, часто сливаются или отдельные. Апотеции развиваются редко.

Распространение и биотопы. Обнаружен в городе Калининграде в «Центральном парке культуры и отдыха», слоевище имело сильные некротические повреждения верхнего корового слоя, свидетельствующие об отмирании таллома. Неповрежденные талломы обнаружены в черноольшанниках, вблизи гнездовых колоний большого баклана, в юго-западной и юго-восточной части Куршского залива. Обитает на стволах и ветвях лиственных деревьев.

Современное состояние. Состояние вида изучено недостаточно. Встречается единичными экземплярами.

Лимитирующие факторы. Вид чувствителен к микроклиматическим изменениям (освещенность, влажность воздуха) и уровню загрязнения воздуха.

Необходимые меры охраны. Контроль состояния известных популяций. Поиск новых мест произрастания. Ограничение рекреационной нагрузки и хозяйственной деятельности в местах произрастания вида.

Пунктелия Джекера – *Punctelia jeckeri* (Roum.) Kalb

Семейство *Parmeliaceae* Zenker

Статус. Категория 3 — редкий вид.

Краткое описание. Слоевище листоватое, розетковидное, до 6 см в диаметре. Лопасты до 7 мм шириной, закругленные, курчавые, на концах иногда приподнимающиеся. Край лопастей матовый, светло-коричневый (до буроватого у молодых талломов) и всегда с налетом. Верхняя поверхность коричнево-серая, во влажном состоянии серовато-зеленая, с беловатыми псевдоцифеллами из которых развиваются соралии, присутствуют многочисленные краевые соралии. Нижняя поверхность по краям лопастей светлая без резин, в центральной части бежевая до светло-коричневого цвета с редкими простыми ризинами. Апотеции развиваются редко.

Распространение и биотопы. Вид отмечен в трех местах в городе Калининграде, произрастает на стволах лиственных деревьев в зоне жилой застройки.

Современное состояние. Состояние вида изучено недостаточно. Встречается единичными экземплярами.

Лимитирующие факторы. Вид чувствителен к уровню загрязнения воздуха, предпочитает хорошо освещенные и теплые местообитания. Угроза уничтожения местообитаний.

Необходимые меры охраны. Контроль состояния известных местообитаний. Поиск новых мест произрастания на территории Калининградской области. Ограничение хозяйственной деятельности в местах произрастания вида.

Пунктелия грубоватая – *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog

Семейство *Parmeliaceae* Zenker

Статус. Категория 3 — редкий вид.

Краткое описание. Слоевище листоватое, розетковидное, до 10 см в диаметре. Лопасты до 6 мм шириной, слегка вогнутые, округлые, не приподнимающиеся. Край лопастей глянцевый светло-коричневый, всегда без налета. Верхняя поверхность гладкая, в сухом состоянии серая, во влажном состоянии до голубовато-зеленовато-серого цвета, с беловатыми псевдоцифеллами развивающимися в соралии. Нижняя поверхность по краям лопастей светлая без резин, в центральной части бежевая до светло-коричневого цвета с редкими простыми ризинами. Соралии от точкообразных до шарообразных, беловатые, особенно обильно развиты в центре, краевые соралии образуются редко. Апотеции встречаются очень редко.

Распространение и биотопы. Вид отмечен в двух местах в городе Калининграде, произрастает на стволах лиственных деревьев в зоне жилой застройки.

Современное состояние. Состояние вида изучено недостаточно. Встречается единичными экземплярами.

Лимитирующие факторы. Вид чувствителен к уровню загрязнения воздуха, предпочитает хорошо освещенные и теплые местообитания. Угроза уничтожения местообитаний.

Необходимые меры охраны. Контроль состояния известных местообитаний. Поиск новых мест произрастания на территории Калининградской области. Ограничение хозяйственной деятельности в местах произрастания вида.

Ксантомендоза красно-желтая – *Xanthomendoza fulva* (Hoffm.) Søchting, Kärnefelt & S. Kondr.

Семейство *Teloschistaceae* Zahlbr.

Статус. Категория 4 — неопределенный по статусу (сведения о состоянии в природе в настоящее время недостаточны).

Краткое описание. Слоевище листоватое, мелкое, соседние слоевища часто сливаются и образуют на субстрате разрастания интенсивно-оранжево-красного или кирпично-оранжевого цвета до нескольких сантиметров в диаметре. Полиморфный вид. Молодые или краевые части таллома имеют горизонтально ориентированные, разветвленные лопасти. В большинстве случаев слоевище состоит вертикально приподнимающихся коротких чешуйковидных, в основном неразветвленных лопастей. Лопасти тонкие, до одного миллиметра длиной и до двух. Верхняя поверхность таллома гладкая, слегка блестящая и имеет окраску до темно-оранжевого цвета. Нижняя поверхность светлая, у основания лопастей беловатая, часто к концам лопастей развиваются бластидии или соредии. К субстрату прикрепляются нижней частью таллома, иногда развиваются ризины. Апотеции встречаются редко.

Распространение и биотопы. На территории области известно одно местообитание вида в Славском районе, в окрестностях поселка Гастеллово, где обнаружен в виде интенсивных разрастаний нескольких слившихся воедино талломов на стволе клена остролистного.

Современное состояние. Состояние вида изучено недостаточно.

Лимитирующие факторы. Вид предпочитает произрастать на стволах одиноко стоящих придорожных лиственных деревьев. Уничтожение местообитаний (спил придорожных деревьев).

Необходимые меры охраны. Контроль состояния известной популяции. Поиск новых мест произрастания на территории Калининградской области. Ограничение хозяйственной деятельности в местах произрастания вида.

Таким образом, среди видов, предложенных для включения в новое издание Красной книги Калининградской области, три имеют охранный статус «редкий» и один вид «неопределенный по статусу». Состояние популяций всех видов в регионе в настоящий момент изучено недостаточно. Лимитирующим фактором в увеличении численности популяции данных видов является потенциальная угроза уничтожения местообитания, ухудшение качества атмосферного воздуха и изменение микроклиматических параметров местообитаний. В связи с этим необходим контроль состояния известных популяций и поиск новых мест произрастания на территории Калининградской области.

ГЛАВА 4. ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОЗДУХА НА ЛИШАЙНИКИ

4.1. Воздействие на видовое разнообразие

В результате лихенологического картирования было обследовано 313 деревьев в городе Калининграде и 25 деревьев на фоновой территории (приложение 4), встречаемость видов лишайников во всех обследованных квадратах города представлена в приложении 7. Среди выявленных в городе 68 лишайников, 18 видов являются видами-индикаторами эвтрофикации (нитрофитные лишайники). Список данных видов составлен согласно методике VDI 3957 Blatt 13 [VDI, 2005] и экологическим индексам лишайников [Wirth, 2010], с указанием нитроиндекса, который варьирует от 1 до 9, где 1 – виды, не терпимые к эвтрофикации среды обитания, например, произрастающие в лесах, а 9 – виды, способные переносить очень сильную эвтрофикацию среды, в частности, произрастающие вблизи птичьих базаров. Все остальные лишайники (40 видов), учитываемые при лихенологическом картировании, относятся к референтным видам.

Среди видов-индикаторов эвтрофикации присутствуют как накипные, так и листоватые формы, кустистые лишайники в подавляющем большинстве являются не толерантными в отношении загрязнения местообитания соединениями азота. Далее представлен список видов-индикаторов эвтрофикации с указанием в скобках нитроиндекса [Wirth, 2010]: *Caloplaca holocarpa* (нет данных), *C. obscurella* (нет данных), *Hyperphyscia adglutinata* (7), *Lecanora dispersa* (8), *L. hagenii* (7), *L. muralis* (9), *L. saligna* (5), *Phaeophyscia nigricans* (9), *Ph. orbicularis* (9), *Physcia adscendens* (8), *P. caesia* (9), *P. dubia* (8), *P. tenella* (7), *Physconia enteroxantha* (6), *Ph. grisea* (8), *Xanthoria candelaria* (8), *X. parietina* (8) и *X. polycarpa* (8).

Среди перечисленных видов *Lecanora dispersa*, *L. muralis*, *Physcia caesia* и *P. dubia* являются типичными эпилитными лишайниками (рисунок 30), заселяющими различные каменистые субстраты, но в городских условиях могут поселяться на нетипичных для них субстратах, например, на коре деревьев, что неоднократно отмечалось исследователями [Wirth et al., 2013; Wirth, Kirschbaum, 2014]. Такие особенности распределения данных видов, по-видимому, обусловлены сходством структуры поверхности и химического состава типичного субстрата с субстратом, выполняющим функцию «замены». В данном случае, городские условия: сильное запыление и избыток питательных веществ на поверхности коры деревьев

дают возможность произрастать видам-эпилитам [Мучник, 2003; Wirth et al., 2013; Wirth, Kirschbaum, 2014].

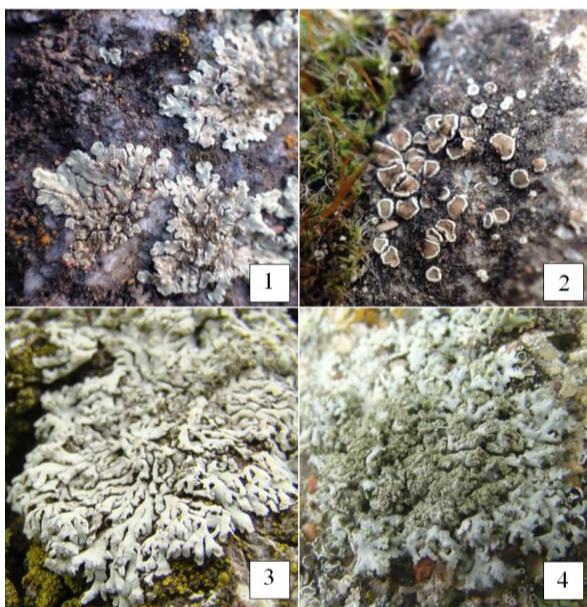


Рисунок 30 – Внешний вид лишайников: 1 – *Lecanora muralis*, 2 – *L. dispersa*, 3 – *Physcia caesia*, 4 – *P. dubia*

Как следует из рисунка 31, общее число видов в квадратах учета в городе Калининграде неодинаково и колеблется от 9 в квадрате L-16 и до 32 видов в квадратах D-11 и H-13.

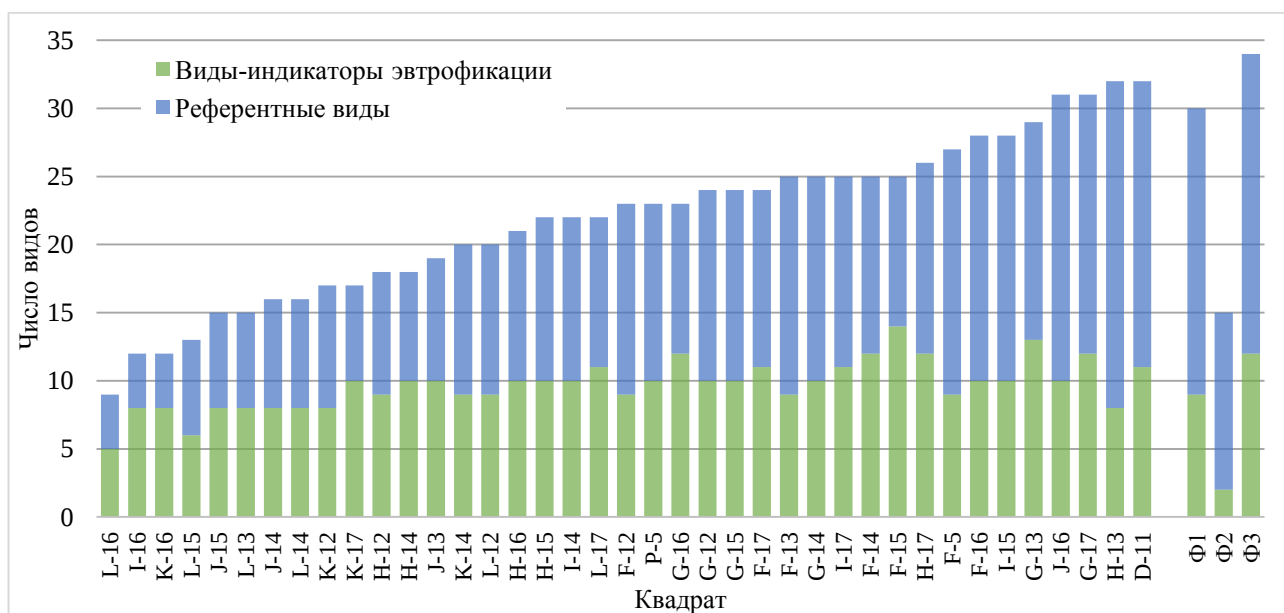


Рисунок 31 – Соотношение референтных и видов-индикаторов эвтрофикации в исследованных квадратах г. Калининграда и на фоновых территориях

Среднее число видов на один квадрат составляет $23,2 \pm 6,16$. На фоновых территориях самое высокое видовое разнообразие – 34 вида, установлено при обследовании придорожной аллеи деревьев вдоль дороги п. Большаково – п. Гастеллово Славского района. В окрестностях города Зеленоградска выявлено 30 видов лишайников, в Светлогорске в лесопарковой зоне

выявлено 15 видов. Также неравномерно распределение жизненных форм лишайников по квадратам (рисунок 32). Среднее число лишайников листоватых жизненных форм на один квадрат составляет 13,5; накипных видов – 6,9. Из 39 обследованных квадратов в Калининграде в 11 не были обнаружены кустистые формы, для оставшихся квадратов среднее число кустистых лишайников на один квадрат составляет – 2,1.

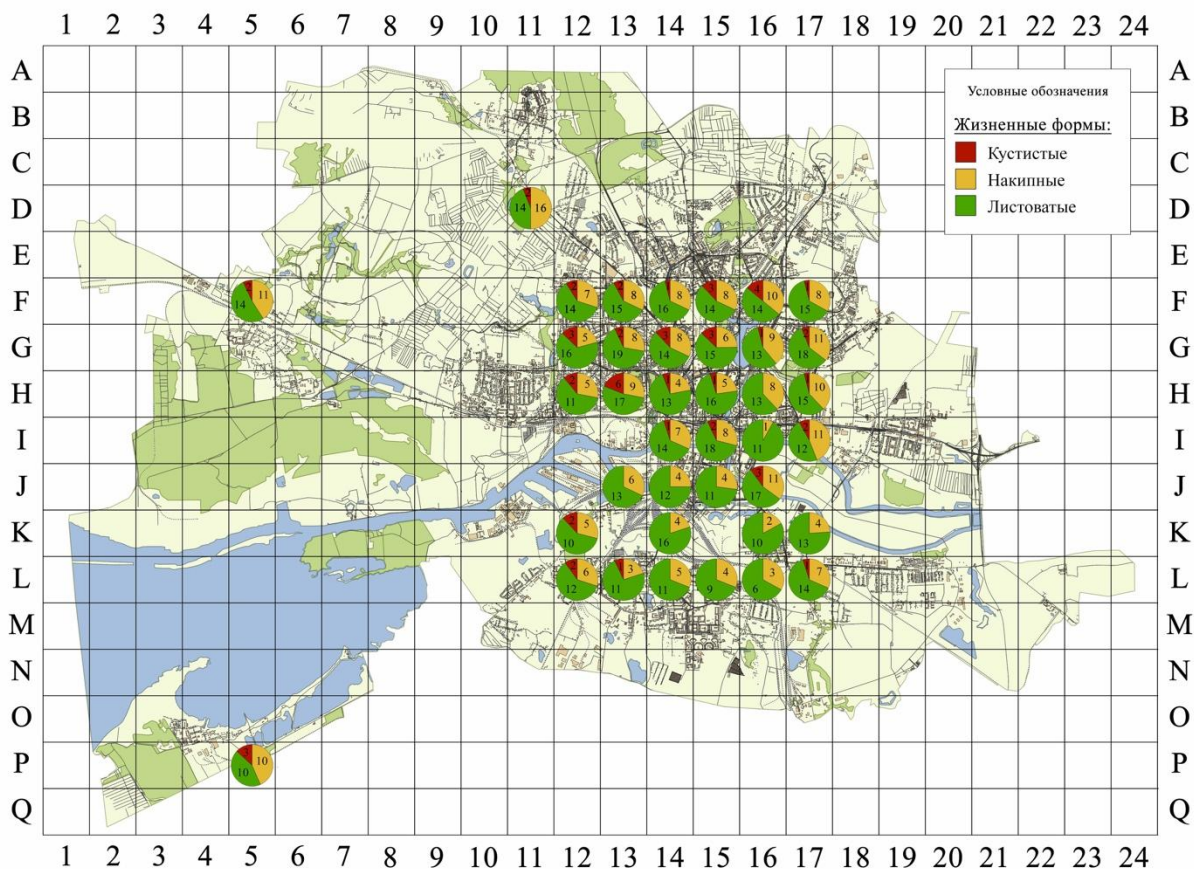


Рисунок 32 – Схема распределения жизненных форм лишайников по квадратам

В целом, наибольшее число видов лишайников было обнаружено в квадратах J-16 и G-17 – по 31 виду, D-11 и H-13 – по 32 вида (рисунок 33). В квадрате H-13 расположен Центральный парк, основанный еще в конце восемнадцатого века. На территории парка произрастают уникальные виды листоватых и кустистых лишайников: *Flavoparmelia caperata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Platismatia glauca*, *Pseudevernia furfuracea*, *Usnea dasypoga*, не обнаруженные нигде более на территории г. Калининграда. Квадрат J-16 охватывает восточную часть парка Южный, где было произведено лишеноиндикационное картирование. В свою очередь, в квадрате G-17 (окрестности ул. Куйбышева) обнаружены единичные талломы таких видов, как *Pertusaria albescens* и *Punctelia subrudecta*. В квадрате D-11 картирование было произведено на территории музея «Форт № 5», где были обнаружены редко встречающиеся в городе Калининграде накипные лишайники *Buellia griseovirens* и *Lepraria rigidula*. Мы считаем, что данные территории являются своего рода рефугиумами, где представители эпифитной

лихенобиоты все ещё способны пережить неблагоприятные экологические условия урбосреды и, в последующем, при улучшении экологической обстановки, вновь расселиться в городе. Значительное снижение числа видов в квадрате L-16 (9 видов), по-видимому, можно объяснить наличием на данном участке крупных автодорог, таких как улица Судостроительная, Аллея смелых и Муромская, с высокой автотранспортной нагрузкой и, следовательно, большими выбросами загрязняющих веществ.

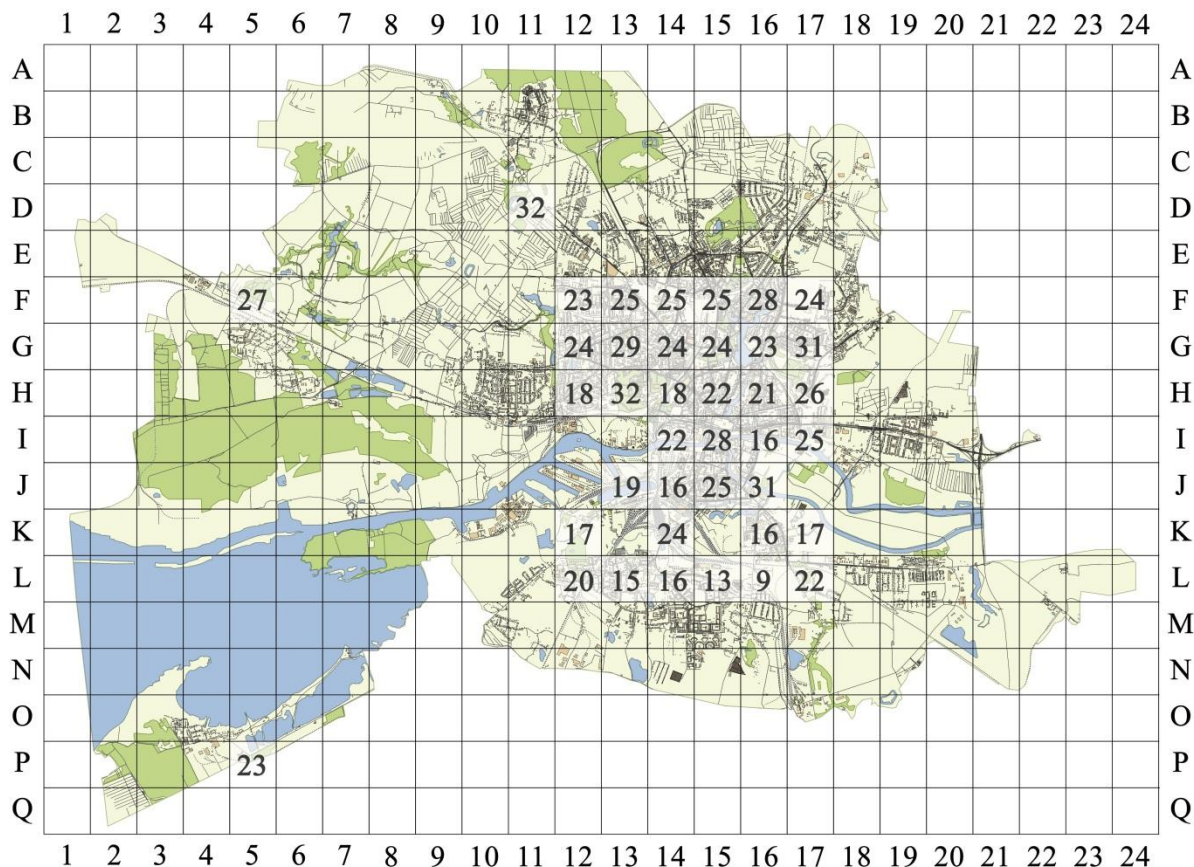


Рисунок 33 – Число видов в квадратах учета в городе Калининграде

Число видов-индикаторов эвтрофикации в Калининграде варьирует от 5 до 14 видов (рисунок 34), квадрат L-16 и F-15 соответственно, что составляет 25,0 – 66,7 % в пересчете на процентное отношение от общего числа видов в квадрате, со средним значением для города $46,1 \pm 8,9$ %. Число референтных лишайников варьирует от 4 (L-16, I-16, K-16) до 24 видов (H-13), что в процентном отношении составляет 33,3 – 75,0 %, со средним – $53,9 \pm 8,9$ %. На фоновых территориях число видов-индикаторов эвтрофикации варьирует от 2 до 12 видов (13,3 – 35,3 %), со средним значением в $26,2 \pm 11,5$ %; референтных 13 – 22 видов (64,7 – 86,7 %), со средним $73,8 \pm 11,5$ %. Сравнение процентного соотношения двух групп видов в городе и на фоновых территориях показало наличие достоверных различий ($p < 0,01$). Таким образом, на территории города увеличивается доля видов-индикаторов эвтрофикации и снижается доля референтных видов по сравнению с фоновыми территориями.

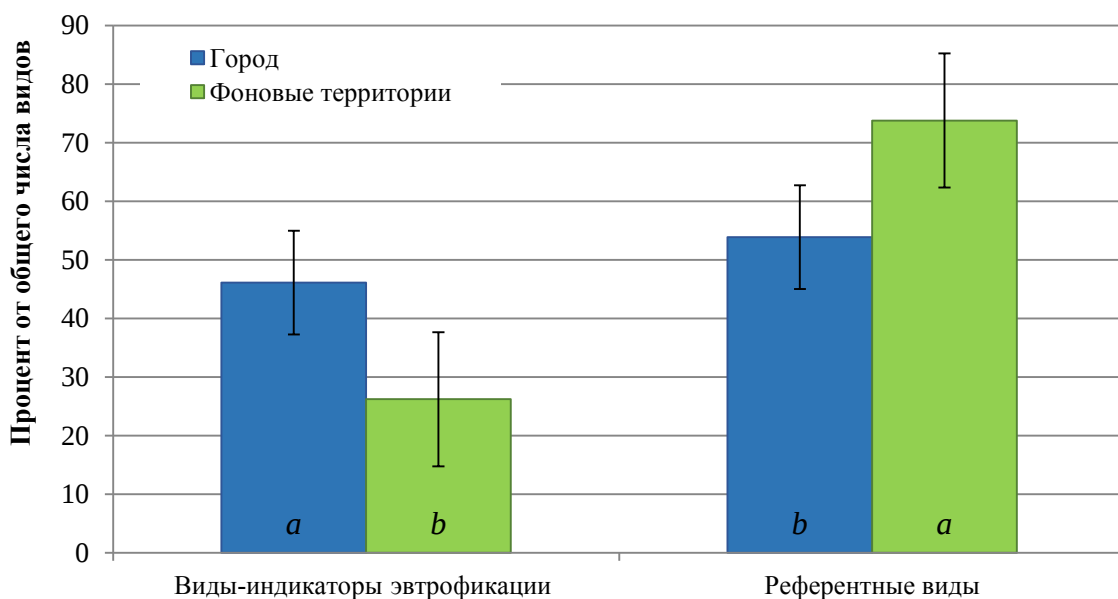


Рисунок 34 – Процентное соотношение видов-индикаторов эвтрофикации и референтных видов в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a* и *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,01$)

В городе Калининграде среднее число видов эпифитных лишайников на одном дереве (форофите) составляет $11,1 \pm 3,4$ (рисунок 35) и варьирует от 3 видов на одном дереве в квадратах J-14, I-16 и K-16 до 25 видов в квадрате D-11. На фоновых территориях среднее число видов достоверно больше ($p < 0,001$) по сравнению с городом и составляет $15,4 \pm 3,9$. Минимальное число видов на одном дереве установлено в лесопарковой зоне в окрестностях Светлогорска (Ф2) – 8 видов, максимальное (23 вида) найдено на фоновых площадках Ф1 и Ф3.

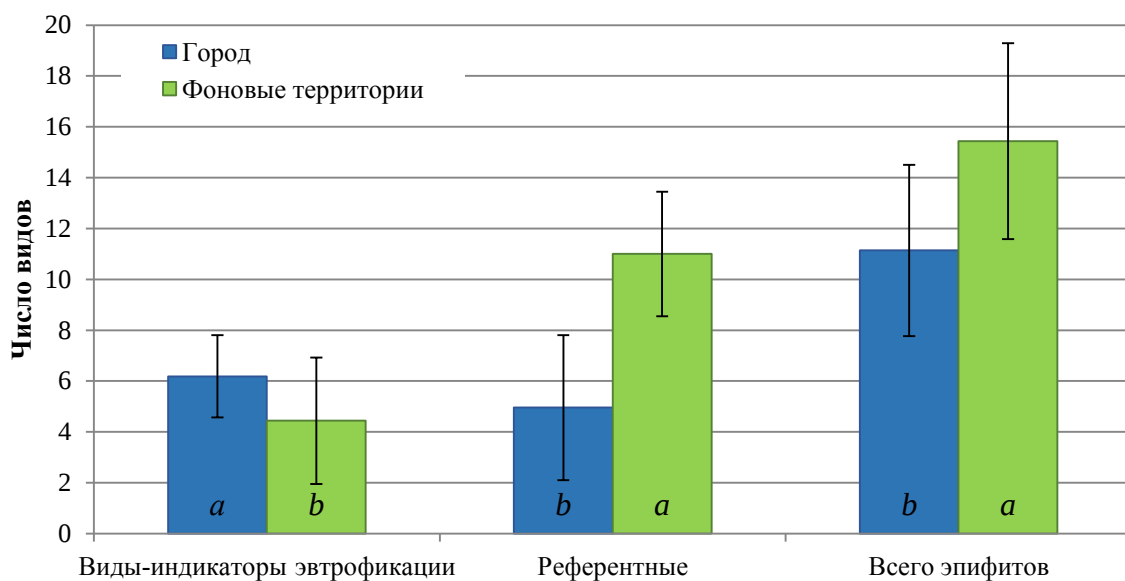


Рисунок 35 – Среднее число видов-индикаторов эвтрофикации, референтных видов и всех эпифитных лишайников на одном дереве в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a* и *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,001$)

Среднее число видов-индикаторов эвтрофикации на одном форофите в городе составляет $6,2 \pm 1,6$ (рисунок 35) и варьирует от одного (в квадрате К-12) до 11 видов (G-16). На фоновых территориях данный показатель достоверно ниже по сравнению с Калининградом – $4,4 \pm 2,5$. На участке в лесопарковой зоне в городе Светлогорске, на стволах 4 деревьев из 5 не было обнаружено нитрофитных лишайников. Максимальное число видов-индикаторов эвтрофикации на одном дереве (8 видов) обнаружено на фоновой территории в окрестностях пос. Гастеллово. В свою очередь, число референтных видов лишайников на одном дереве достоверно больше на фоновых территориях ($11,0 \pm 2,4$) по сравнению с городом Калининградом ($5,0 \pm 2,9$). В городе в ряде квадратов (К-16, I-16, F-13, F-17, J-13) на стволах деревьев не были обнаружены референтные виды; максимальное число – 15 видов, установлено в квадрате D-11. На фоновых площадках число референтных видов варьировало от 7 до 17 видов.

Таким образом, в Калининграде по сравнению с фоновыми территориями наблюдается увеличение как доли видов-индикаторов эвтрофикации от общего числа видов в квадрате, так и среднего числа видов на одном форофите и снижаются значения по данным показателям для референтных лишайников. Увеличение участия нитрофитных видов в лишенофлоре также отмечалось при обследовании других городов, например, при мониторинге эпифитных лишайников в 2006-2007 годах, проводившемся в Москве, где на обследованных участках было выявлено 28 видов эпифитных лишайников, среди которых значимую долю занимали нитрофитные виды – 11 видов, 39 % от общего числа видов [Инсаров и др., 2010]. В городе Павловске из 60 эпифитных лишайников примерно 35 % являются нитрофитными видами [Малышева, 2013]. В Калининграде среднее число видов эпифитных лишайников в квадратах учета выше по сравнению с данными, полученными в Красноярске, и сопоставимо с таковыми в Гомеле. В Красноярске среднее число видов на квадрат составляет примерно – 6,2 (от 1 до 34 видов в квадрате), но без учета более чем 40 квадратов, где не было обнаружено лишайников [Крючкова, 2006]. На территории города Гомель среднее количество видов листоватых и кустистых лишайников на исследованных площадках составило 16,5, и в вариации от 11 до 25 видов [Цуриков, 2013]. Полученные нами данные среднего числа видов эпифитных лишайников на одном форофите схожи с таковыми для территории города Гомель, где были произведены расчеты среднего числа видов лишайников на стволе у разных деревьев. Так, для ясеня обыкновенного данный показатель составляет 9,0; клена остролистного – 9,67; липы мелколистной – 10,11 [Цуриков, 2013].

Для всех обследованных квадратов в города были рассчитаны значения разнообразия лишайников: для референтных видов (FDW_{Ref}) и видов-индикаторов эвтрофикации (FDW_{Eu}), а также определен индекс качества воздуха – LGI (приложение 8). Значения разнообразия

референтных лишайников в Калининграде колебалось от 2,2 до 92,5 со средним значением $25,7 \pm 18,1$. На фоновых территориях FDW_{Ref} составил $75,1 \pm 8,9$, что достоверно больше ($p < 0,01$) по сравнению с городской территорией. Как видно из рисунка 36, значения разнообразия видов-индикаторов эвтрофикации ($60,8 \pm 16,1$; от 20,8 до 91,6) значительно превышают фоновые территории, где FDW_{Eu} колебалось от 0,4 до 52,7 со средним значением $30,2 \pm 26,9$.

Таким образом, в городе Калининграде, по сравнению с фоновыми территориями, увеличивается значение разнообразия и доля видов-индикаторов эвтрофикации в лишенофлоре, а также снижаются значения по данным показателя для референтных видов.

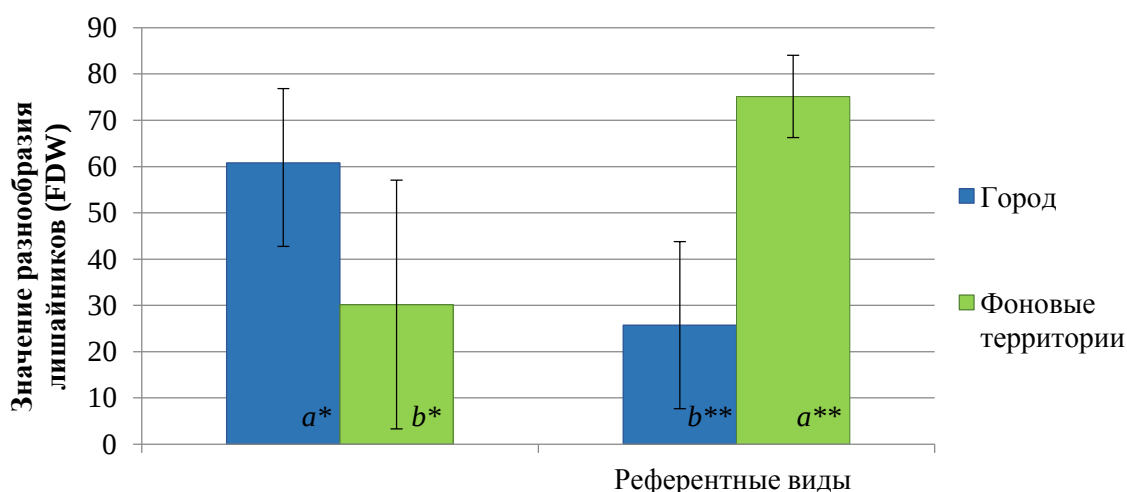


Рисунок 36 – Значение разнообразия лишайников видов-индикаторов эвтрофикации и референтных видов в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a* и *b* обозначены достоверно различающиеся данные, * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$)

4.2. Результаты лишеноиндикационного картирования с применением индекса качества воздуха (LGI)

В результате лишеноиндикационного картирования для обследованных квадратов города Калининграда были определены следующие индексы качества воздуха (LGI):

- 1.E5 – очень низкое качество воздуха с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений;
- 2.E5 – низкое качество воздуха с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений;
- 3.E4 – среднее качество воздуха с сильным воздействием эвтрофицирующих соединений;
- 3.E5 – среднее качество воздуха с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений;
- 4.E3 – высокое качество воздуха со средним воздействием эвтрофицирующих соединений;

4.E5 – высокое качество воздуха в сочетании с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений.

Согласно проведенным исследованиям, подавляющая часть городской территории – 62 % (24 квадрата) имеет очень низкое качество воздуха (рисунок 37). Квадраты с низким и средним качеством воздуха занимают соответственно 20 % и 13 % обследованной территории. Только два квадрата (5 % обследованной территории) характеризуются высоким качеством атмосферного воздуха, это территории городских парков – «Центрального парка культуры и отдыха» и «Парка имени Ю. Гагарина». Зоны с очень высоким качеством воздуха в городе Калининграде не выявлены.

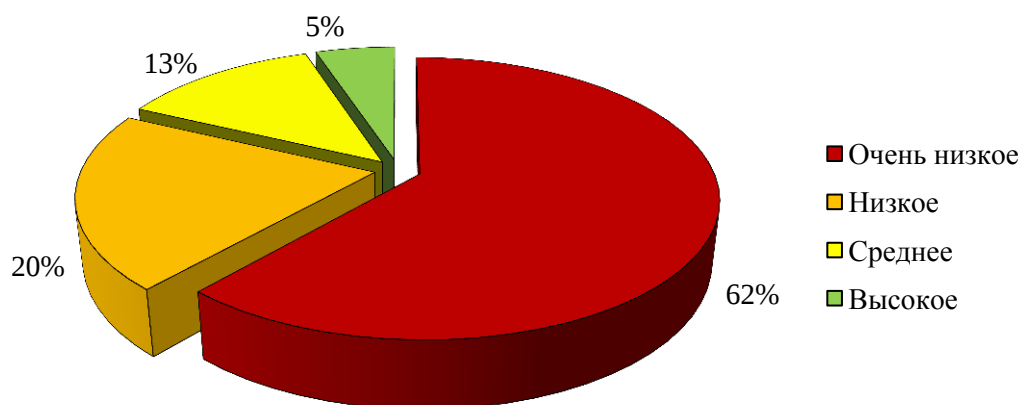


Рисунок 37 – Соотношение квадратов г. Калининграда с разным уровнем качества воздуха

Согласно лишеноиндикационному картированию, в подавляющей части (95 %) обследованных квадратов города Калининграда, выявлено очень сильное влияние эвтрофицирующих соединений (рисунок 38). В двух квадратах города влияние эвтрофицирующих соединений определено как сильное (L-13) и среднее (K-12).

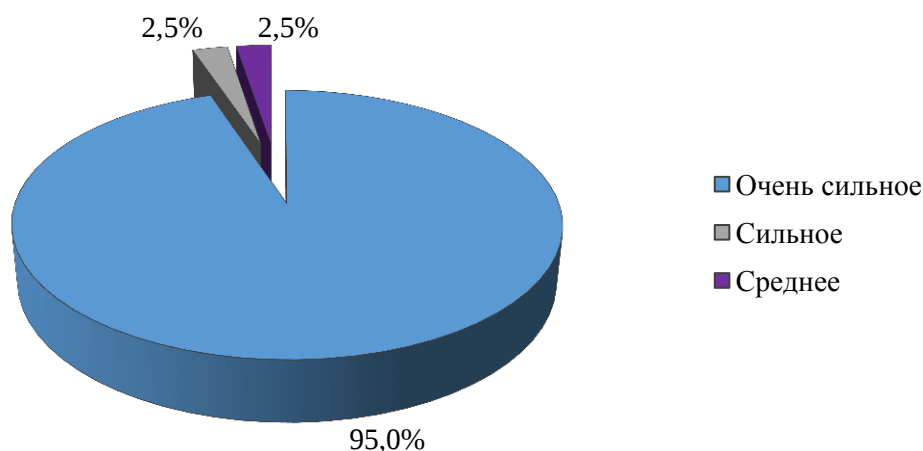


Рисунок 38 – Соотношение квадратов г. Калининграда с разным уровнем влияния эвтрофицирующих соединений

На основании данных лишеноиндикационного картирования, проведенного в Калининграде с использованием методики VDI 3957 Blatt 13 [VDI, 2005; Pungin, Dedkov, 2017; Пунгин и др., 2018], была построена растровая схема качества атмосферного воздуха и влияния эвтрофицирующих соединений (рисунок 39).

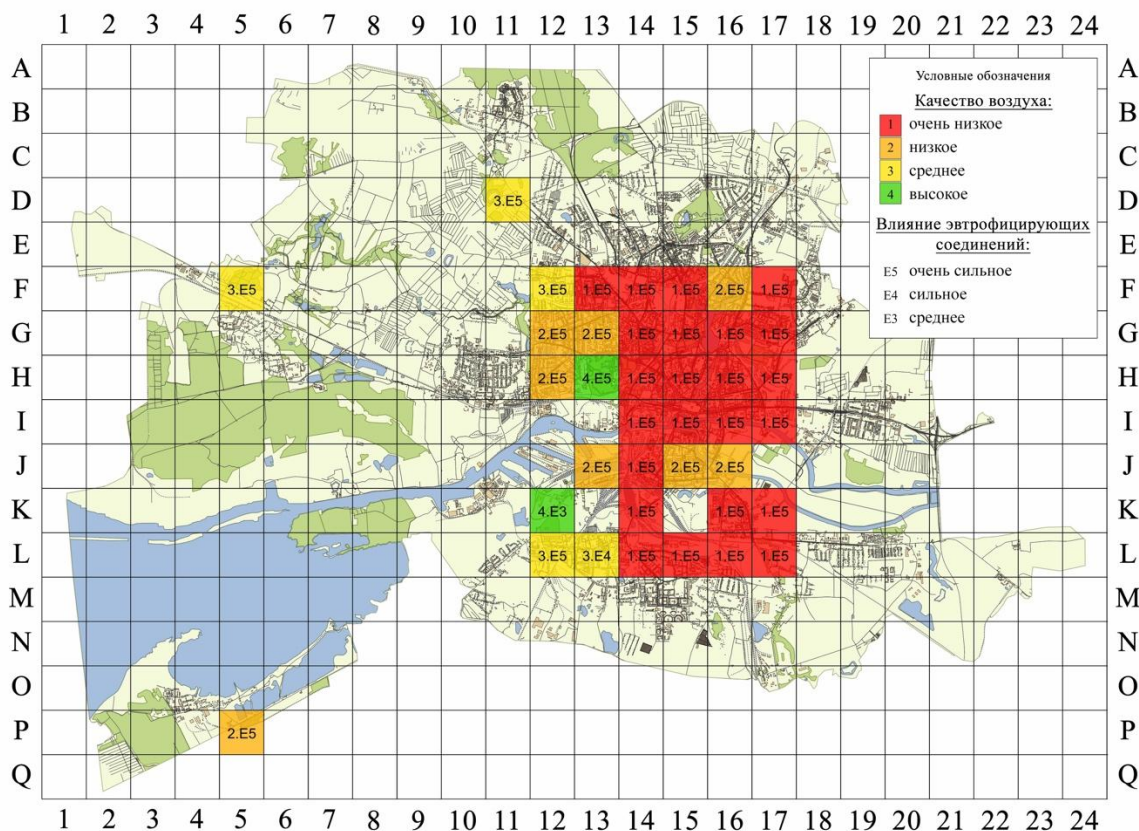


Рисунок 39 – Схема качества атмосферного воздуха и влияния эвтрофицирующих соединений на территории г. Калининграда согласно лишеноиндикационному картированию

На фоновых территориях, где также было проведено лишеноиндикационное картирование, были установлены следующие индексы качества воздуха (LGI):

5.E1 – очень высокое качество воздуха в сочетании с очень низким воздействием эвтрофицирующих соединений определено на пробной площадке, удаленной от антропогенного воздействия и расположенной в лесопарковой зоне на территории города Светлогорска (рисунок 40). Ввиду отсутствия антропогенного воздействия и удаленности от автомобильных дорог на данной территории установлено наименьшее значение разнообразия видов-индикаторов эвтрофикации (FDW_{Eu}) (приложение 8).

4.E4 – высокое качество воздуха с сильным воздействием эвтрофицирующих соединений установлено в основании Куршской косы, на северо-восточной окраине города Зеленоградска. Даная пробная площадка заложена в лесопарковой зоне вблизи автомобильной парковки, вероятнее всего, в связи с этим наблюдается увеличение значения разнообразия

видов-индикаторов эвтрофикации, что, в конечном счете, оказывает влияние на расчет индекса качества воздуха;

3.E5 – среднее качество воздуха в сочетании с очень высоким воздействием эвтрофицирующих соединений рассчитано для пробной площадки, заложенной вдоль дороги пос. Большаково – пос. Гастеллово Славского района, где разнообразие эпифитных лишайников изучалось на придорожной аллее. Данная фоновая территория является самой богатой по числу видов лишайников (34 вида), в том числе и по видам-индикаторам эвтрофикации – 12 видов, значение разнообразия которых также высоко – 52,7, что сопоставимо со значениями, рассчитанными для Калининграда. На данной территории к факторам, оказывающим воздействие на лишенобиоту, можно отнести непосредственную близость форофитов к асфальтированной дороге, которая, по всей видимости, оказывает воздействие на микроклиматические параметры местообитания; влияние выбросов автотранспорта, несмотря на невысокую транспортную нагрузку (при субъективной оценке: не более 500 автомобилей в день) и близкое расположение населенного пункта – поселка Гастеллово. Все это создает оптимальные условия для развития на стволах придорожных деревьев синузии нитрофитных лишайников.

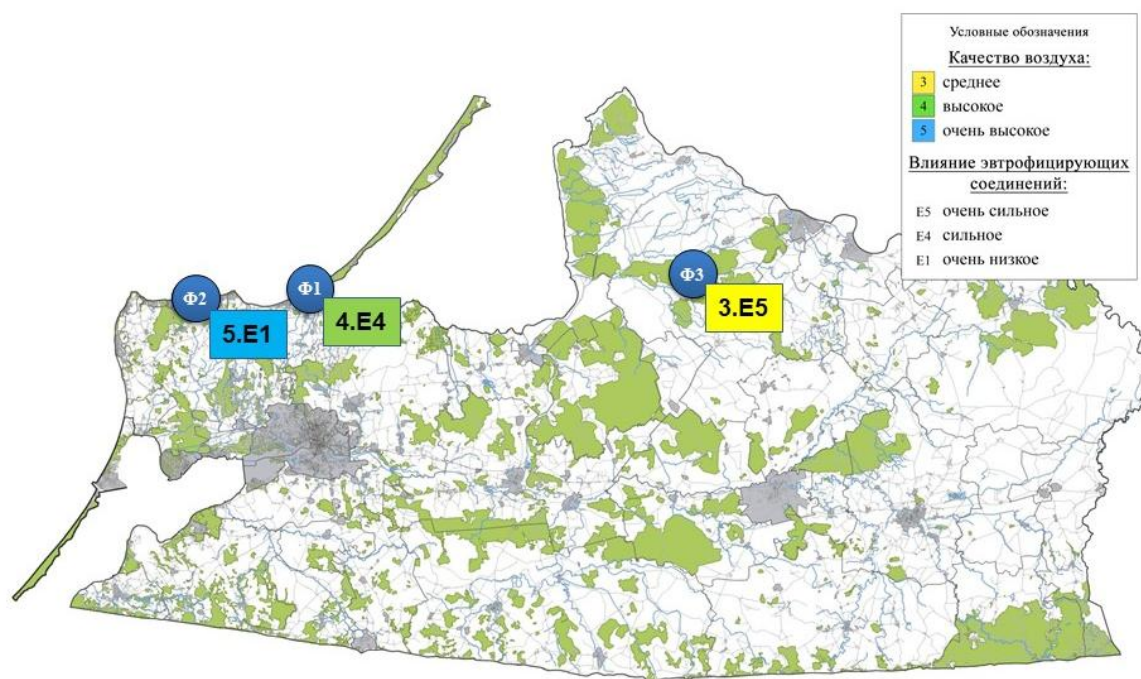


Рисунок 40 – Схема качества атмосферного воздуха и влияния эвтрофицирующих соединений на фоновых территориях

Схожие результаты были получены при лишеноиндикационном картировании, с применением данной методики, в земле Гессен (Германия), где исследование проводилось на 20 пробных площадках расположенных в городах Гиссен, Вецлар и на фоновых территориях [Windisch et al., 2016]. При картировании лишайников на 95 деревьях было зарегистрировано 42

вида эпифитных лишайников. Согласно полученным данным, очень низкое качество воздуха с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений (1.E5) было определено в пяти местах в центре города Гиссен, а также на автомагистрали А5 к северу от Франкфурта-на-Майне. На четырех пробных площадках в Гиссене и одной в Вецларе качество воздуха определено как низкое с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений (2.E5). На пяти пробных площадках, расположенных в удалении от центра Гиссена и на окраине Вецлара, уровень качества воздуха средний с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений (3.E5). Такой уровень определен на двух фоновых площадках, расположенных в западной части Северного Гессена, в окрестностях поселка Азель, вблизи водохранилища Эдерзе. Лучший уровень качества воздуха – очень высокое качество воздуха со средним воздействием эвтрофицирующих соединений (5.E3) установлен в поселке Шлоссборн, расположенном на северо-западе от Франкфурта-на-Майне, в горном массиве Таунус. Вероятнее всего, удаленность от крупных городских агломераций и обширного землепользования, расположение в лесистой, горной местности вносят существенный вклад в качество атмосферного воздуха данного населенного пункта. Стоит отметить, что во всех обследованных пробных площадках, кроме одной в поселке Шлоссборн, было отмечено очень сильное влияние эвтрофицирующих соединений (E5). Как видно, авторами было продемонстрировано, наличие избытка биодоступных соединений для лишайников в атмосферном воздухе как в сельских, так и в городских территориях [Windisch et al., 2016].

На основании полученных нами результатов лишеноиндикационного картирования города Калининграда можно заключить, что для большей части обследованной территории характерно очень низкое качество воздуха с очень сильным воздействием эвтрофицирующих соединений.

4.3. Изменение содержания фотосинтетических пигментов в талломе лишайника *Parmelia sulcata*

Изменение физиологических показателей лишайников в условиях загрязнения атмосферного воздуха проанализировано путем определения содержания фотосинтетических пигментов в талломе *Parmelia sulcata*. Всего было проанализировано 338 проб: в Калининграде – 313, на фоновой территории на северо-восточной окраине города Зеленоградска (Ф1) – 10, в лесопарковой зоне на территории города Светлогорска (Ф2) – 5, в окрестностях поселка Гастеллово Славского района (Ф3) – 10. Результаты среднего содержания фотосинтетических

пигментов и значения коэффициента феофитинизации в обследованных квадратах в городе Калининграде и на фоновых территориях представлены в приложении 9.

4.3.1. Содержание хлорофилла *a*

Среднее содержание хлорофилла *a* в городе Калининграде составляет $3,24 \pm 0,78$ мг/г воздушно-сухого веса, с минимальным значением – 1,44 мг/г (квадрат Н-13) и максимальным – 5,67 мг/г (квадрат К-12). В свою очередь, на фоновых территориях обнаружена следующая вариация содержания хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata*: минимальное значение – 0,85 мг/г (Ф2), максимальное – 2,64 мг/г (Ф3), со средним значением для всех проб отобранных на фоновых территориях – $1,65 \pm 0,54$ мг/г, что согласно оценке различий с применением U-критерия Манна – Уитни, достоверно меньше ($p < 0,001$) по сравнению с городской территорией [Pungin, Parfenova, 2018].

Как следует из приложения 9, в Калининграде среднее содержание хлорофилла *a* по квадратам картирования достаточно вариабельно, минимальное содержание выявлено в квадрате Н-13 ($1,81 \pm 0,23$ мг/г), а максимальное в L-14 ($4,61 \pm 0,65$ мг/г). На фоновых территориях более низкое содержание установлено в лесопарковой зоне Светлогорска и на окраине города Зеленоградска ($1,03 \pm 0,13$ и $1,55 \pm 0,40$ мг/г соответственно), по сравнению с данными, полученными в окрестностях поселка Гастеллово ($2,05 \pm 0,45$ мг/г). В результате проведенного попарного сравнения, с использованием критерия Манна – Уитни, были установлены достоверные различия ($p < 0,05$) в содержании хлорофилла *a* в образцах *Parmelia sulcata* из города и трех фоновых территорий (рисунок 41).

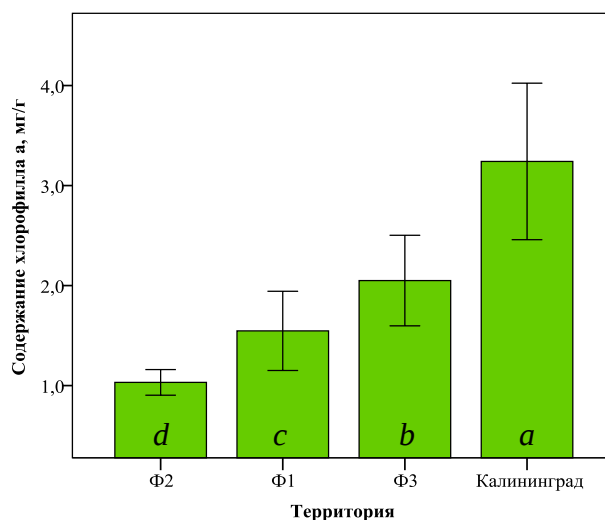


Рисунок 41 – Среднее содержание хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a*, *b*, *c*, *d* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Проведенное сравнение содержания хлорофилла *a* в зависимости от рассчитанного индекса качества воздуха по данным лишеноиндикационного картирования, показало наличие достоверных различий на уровне $p < 0,05$ (U-критерий Манна – Уитни) между несколькими группами индексов (рисунок 42). Минимальное содержание данного пигмента установлено на территории (Ф2) с очень высоким качеством воздуха в сочетании с очень низким воздействием эвтрофицирующих соединений (5.E1). Территории с высоким качеством воздуха в сочетании с сильным (4.E4 – Ф1) и очень сильным (4.E5 – квадрат Н-13) воздействием эвтрофицирующих соединений достоверно неразличимы ($p = 0,096$). Значительное увеличение содержания хлорофилла *a* наблюдается на территориях с индексом 3.E5 – среднее качество воздуха в сочетании с очень высоким воздействием эвтрофицирующих соединений. Достоверных различий ($p = 0,096$) не установлено между территориями, характеризующимися низким (2.E5) и очень низким (1.E5) качеством воздуха в сочетании с очень высоким воздействием эвтрофицирующих соединений. Из общего ряда данных заметно выбиваются территории с индексами 4.E3 (квадрат К-12) и 3.E4 (квадрат L-13), где установлено максимальное содержание хлорофилла *a*, сопоставимое с таковым на территориях с очень низким качеством воздуха.

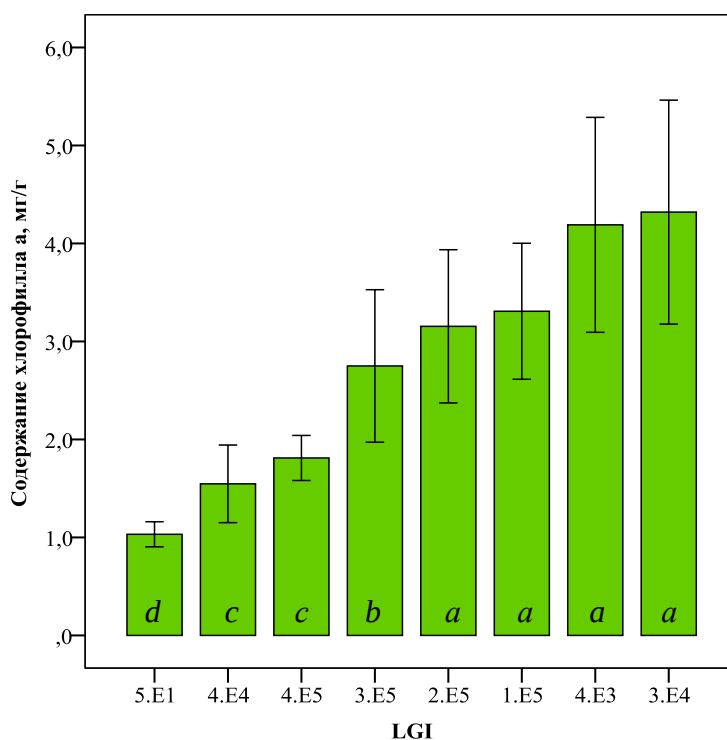


Рисунок 42 – Среднее содержание хлорофилла *a* в таллome *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI (разными индексами *a*, *b*, *c*, *d* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Было проанализировано среднее содержание хлорофилла *a* в таллome *Parmelia sulcata* в зависимости от положения ствола дерева к свету, данный фактор учитывался при проведении

лихеноиндикационного картирования и определялся визуальным, субъективным методом. Так, например, отметка «освещено» ставилась если на ствол дерева попадал прямой солнечный свет, ствол не находился в затенении от собственной кроны, другой растительности и зданий; «полутень» - на ствол ограничено попадал прямой солнечный свет, испытывая частичное затенение от собственной кроны, другой растительности и зданий; «затенение» - на ствол прямой солнечный свет практически не проникал. Согласно результатам сравнительного анализа хлорофилла *a* всех отобранных проб в разных зонах по уровню качества воздуха (рисунок 43), было установлено, что содержание данного пигмента достоверно выше ($p < 0,05$; U-критерий Манна – Уитни) в условиях затенения по сравнению с местообитаниями, на которые попадал (освещено) или ограниченно попадал (полутень) прямой солнечный свет, и которые между собой достоверно не различались ($p = 0,479$). Несколько иные результаты обнаружены при анализе данного фактора на территориях с индексом качества воздуха 1.E5 (с наибольшей выборкой $N = 205$): содержание хлорофилла *a* было достоверно выше ($p < 0,05$) в условиях «затенения» и «полутени». Можно заключить, что в условиях затенения наблюдается увеличение содержания хлорофилла *a* в лишайнике *Parmelia sulcata* по сравнению с освещенными местообитаниями, средняя разность в содержании пигмента для всей выборки в освещенных и затененных условиях составляет 0,44 мг/г, а для территорий с индексом качества воздуха 1.E5 – 0,22 мг/г, но в тоже время вопрос о влиянии загрязнения воздуха на полученные результаты является открытым.

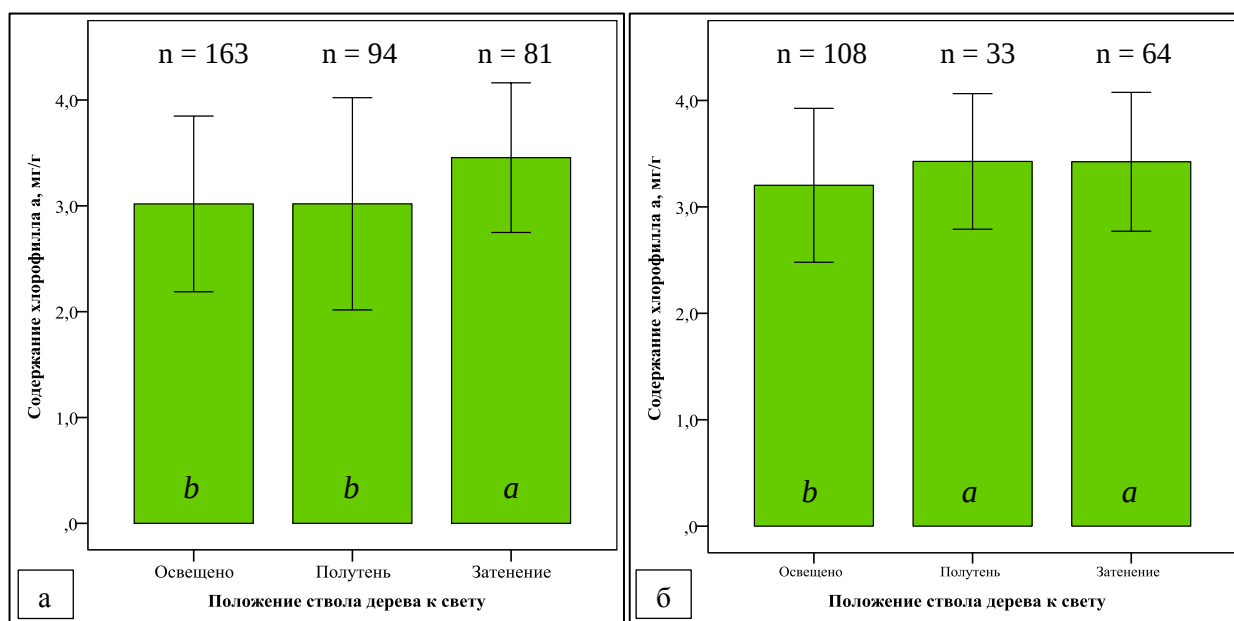


Рисунок 43 – Среднее содержание хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata* в зависимости от положения ствола дерева к свету: а – для всей выборки ($N = 338$), б – для территорий с индексом качества воздуха 1.E5 ($N = 205$) (разными индексами *a*, *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Ввиду того, что в литературе имеются сведения об изменении содержания хлорофилла в талломах лишайников в разное время года [Слонов и др., 2009; Tretiach et al., 2013; Головки и др., 2015], мы проанализировали содержание хлорофилла *a* в *Parmelia sulcata* в зависимости от месяца сбора образцов. Для уменьшения влияния такого фактора, как загрязнение воздуха, были отобраны только образцы с городских территорий с индексом 1.E5. Как видно из рисунка 44, более низкое содержание хлорофилла *a* характерно для апреля ($3,17 \pm 0,67$ мг/г), мая ($3,10 \pm 0,64$ мг/г) и июня ($3,33 \pm 0,70$ мг/г). Максимальное содержание установлено в октябре ($4,04 \pm 0,78$ мг/г), однако в ноябре данный показатель снижен ($3,63 \pm 0,58$ мг/г). Проведя корреляционный анализ с использованием ранговой корреляции Спирмена, можно обнаружить, что имеется слабая прямая зависимость ($r_s = 0,306$; $p < 0,001$) между содержанием хлорофилла *a* и месяцем сбора образцов. Слабая зависимость объясняется тем, что для анализа используются гетерогенная выборка (на территориях с индексом качества воздуха 1.E5 содержание хлорофилла *a* колеблется от 1,71 до 5,67 мг/г), полученная с обширной, разнородной городской территории и, в связи с этим, четкую динамику проследить невозможно. Хотя, в целом, в осенние месяцы содержание пигмента достоверно выше ($p < 0,05$) по сравнению с весенними, что согласуется с литературными данными [Слонов и др., 2009].

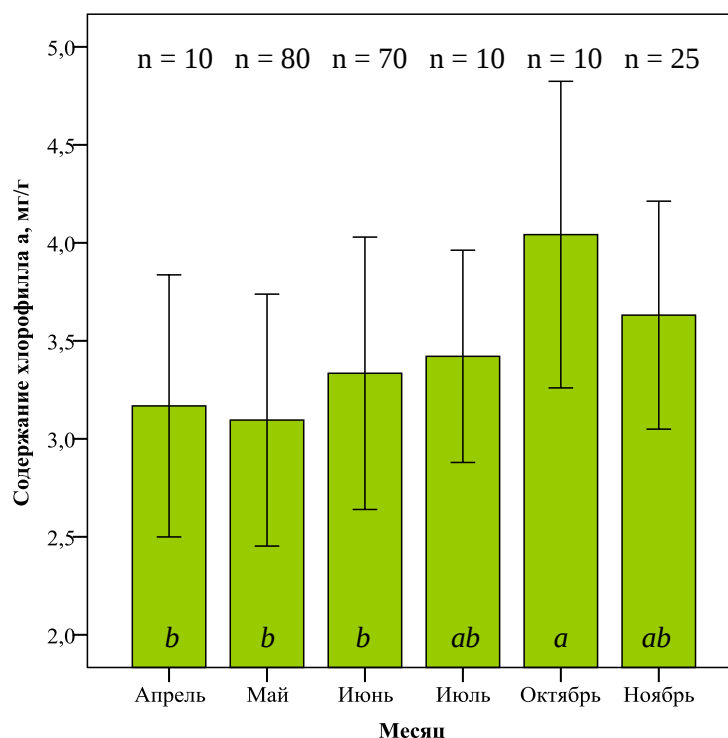


Рисунок 44 – Среднее содержание хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata* в зависимости от месяца сбора образцов (разными индексами *a*, *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Так как количество фотосинтетических пигментов зависит от климатических факторов, таких как температура и влажность воздуха, повышение концентрации в осенние месяцы

основного фотосинтетического пигмента в лишайнике *Parmelia sulcata* можно объяснить тем, что в Калининградской области и в городе Калининграде в летний и осенний периоды года осадков выпадает больше, чем в зимний и весенний периоды, при этом осенью длительно сохраняются положительные дневные температуры (раздел 1.4.3), что благоприятно влияет на фотосинтез и накопление основного пигмента фотосинтетической системы. В то же время в условиях города на накопление хлорофилла *a* может оказывать влияние загрязнение воздуха эвтрофицирующими веществами [Windisch et al., 2016], соответствующие анализы представлены в разделах 4.4.4 и 4.5.2.

4.3.2. Содержание хлорофилла *b*

Среднее содержание хлорофилла *b* в городе Калининграде составляет $0,69 \pm 0,15$ мг/г воздушно-сухого веса, с минимальным значением – 0,22 мг/г (квадрат G-15) и максимальным – 1,30 мг/г (квадрат H-12). В свою очередь, на фоновых территориях обнаружена следующая вариация содержания хлорофилла *b* в талломе *Parmelia sulcata*: минимальное значение – 0,22 мг/г (Ф2), максимальное – 0,64 мг/г (Ф3), со средним значением для всех проб, отобранных на фоновых территориях – $0,42 \pm 0,12$ мг/г, что достоверно меньше ($p < 0,001$) по сравнению с городской территорией.

В городе среднее содержание хлорофилла *b* по квадратам картирования вариабельно, минимальное содержание выявлено в квадрате P-5 ($0,48 \pm 0,05$ мг/г), а максимальное в H-12 ($0,97 \pm 0,25$ мг/г). На фоновых территориях более низкое содержание установлено в окрестностях Светлогорска и Зеленоградска ($0,27 \pm 0,05$ и $0,44 \pm 0,10$ мг/г соответственно), по сравнению с данными, полученными в окрестностях поселка Гастеллово ($0,47 \pm 0,12$ мг/г). В результате проведенного сравнения, были установлены достоверные различия ($p < 0,05$) в содержании хлорофилла *b* в образцах *Parmelia sulcata* из города Калининграда и трех фоновых территорий, но в то же время различия не установлены между пробами из Зеленоградска (Ф1) и Гастеллово (Ф3) (рисунок 45).

Проведенное сравнение содержания хлорофилла *b* в зависимости от рассчитанного индекса качества воздуха по данным лишеноиндикационного картирования, показало наличие достоверных различий ($p < 0,05$) между несколькими группами индексов (рисунок 46). Минимальное содержание данного пигмента установлено в лесопарковой зоне на территории города Светлогорска (Ф2) с индексом 5.E1, чуть большее содержание обнаружено в основании Куршской косы (Ф1) с индексом 4.E4. Достоверно неразличимые уровни содержания хлорофилла *b* ($p = 0,267$) выявлены на территориях с индексами 4.E5 и 3.E5. Достоверные

различия, так же как и в случае с хлорофиллом *a*, не установлены между территориями, для которых определен индекс качества воздуха 2.E5, 1.E5, 4.E3 и 3.E4.

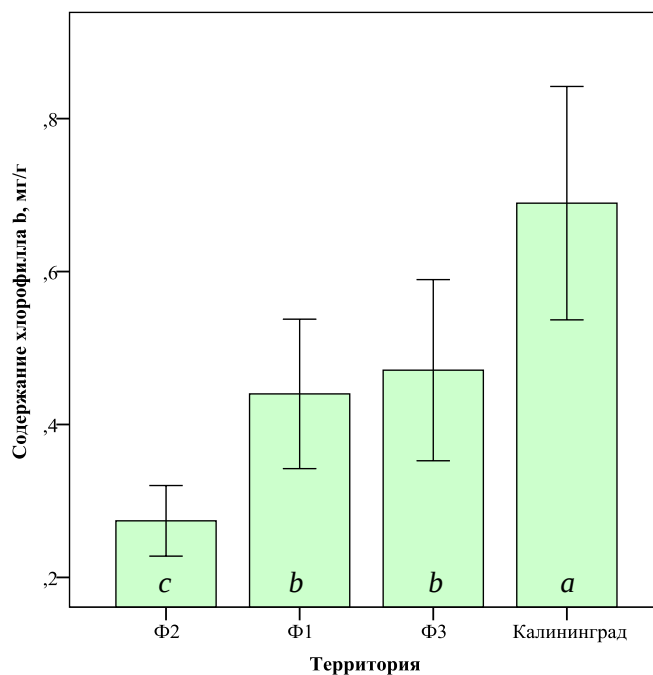


Рисунок 45 – Среднее содержание хлорофилла *b* в талломе *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a*, *b*, *c* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

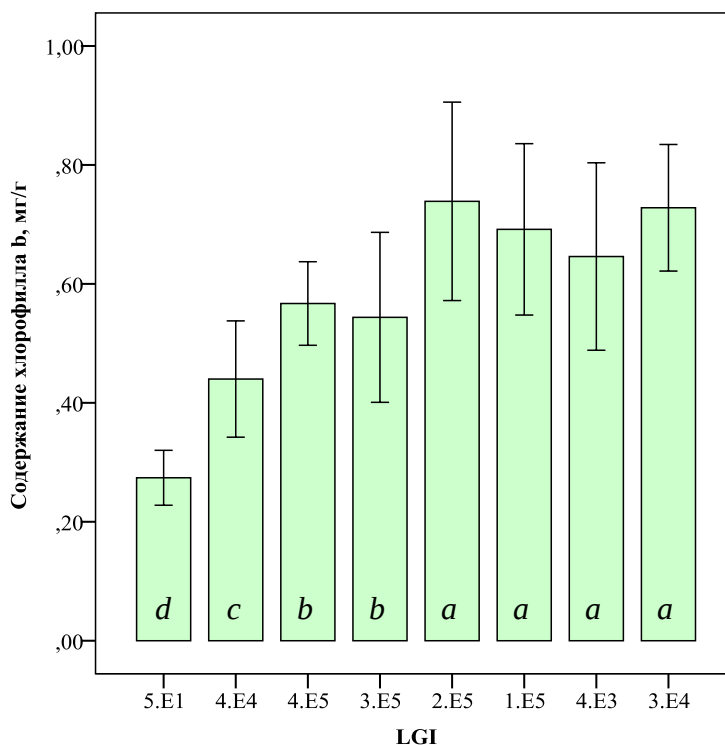


Рисунок 46 – Среднее содержание хлорофилла *b* в талломе *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI (разными индексами *a*, *b*, *c*, *d* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

При анализе содержание хлорофилла *b* в талломе *Parmelia sulcata* в зависимости от положения ствола дерева к свету было установлено, что в разных зонах по уровню качества воздуха содержание пигмента достоверно выше ($p < 0,05$; U-критерий Манна – Уитни) в условиях затенения по сравнению освещенными или ограниченно освещенными (полутень) местообитаниями (рисунок 47). При анализе положения ствола дерева к свету на территориях с индексом качества воздуха 1.E5 достоверных различий в содержании хлорофилла *b* выявлено не было. Согласно литературным данным [Андросова и др., 2015; Meysurova et al., 2018], уровень содержания хлорофилла *b* в большей степени, по сравнению с хлорофиллом *a*, зависит от микроклиматических условий (освещенности), что не совсем соотносится с результатами нашего исследования. В другом исследовании [Сонина, Марковская, 2013], при изучении эколого-физиологических особенностей лишайника *Rusavskia elegans* (Link) S. Y. Kondr. & Kärnefelt в условиях острова Большого Соловецкого (Архангельская область) не установлено статистически достоверных связей проективного покрытия слоевищ на стенах разной экспозиции, а также содержания хлорофиллов и каротиноидов в талломах *Rusavskia elegans* в зависимости от уровня освещенности. Авторы отметили, что наблюдаемые особенности являются многомерным процессом, связанным с воздействием экологических факторов и эколого-физиологическими особенностями вида [Сонина, Марковская, 2013].

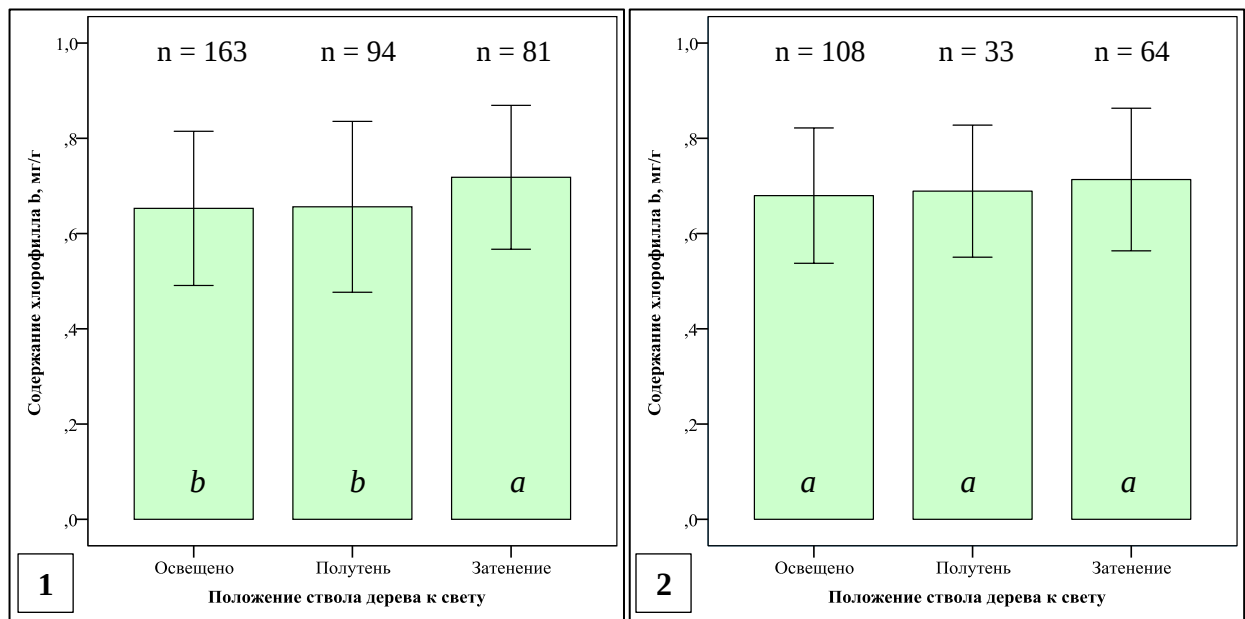


Рисунок 47 – Среднее содержание хлорофилла *b* в талломе *Parmelia sulcata* в зависимости от положения ствола дерева к свету: 1 – для всей выборки (N = 338), 2 – для территорий с индексом качества воздуха 1.E5 (N = 205) (разными индексами *a*, *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

По всей вероятности, в городских условиях, по сравнению с естественными местообитаниями [Андросова и др., 2015; Meysurova et al., 2018], среди факторов воздействия,

оказывающих влияние на фотосинтетическую систему, ведущую роль занимает загрязнение воздуха.

В результате анализа содержания хлорофилла *b* в *Parmelia sulcata* в зависимости от месяца сбора образцов с территорий с индексом качества воздуха 1.E5 было установлено (рисунок 48), что более низкое содержание пигмента характерно для ноября ($0,61 \pm 0,12$ мг/г), а максимальное содержание - в апреле ($0,77 \pm 0,18$ мг/г) и июле ($0,75 \pm 0,07$ мг/г). Исходя из результатов корреляционного анализа ($r_s = -0,099$; $p = 0,159$), можно сделать вывод, что отсутствует какая-либо статистическая связь между содержанием хлорофилла *b* и месяцем сбора образцов.

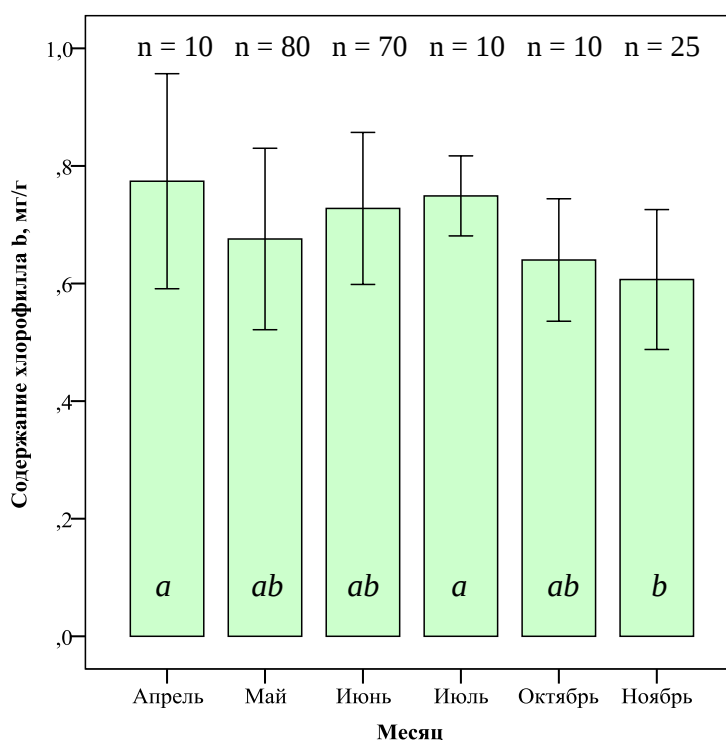


Рисунок 48 – Среднее содержание хлорофилла *b* в таллеме *Parmelia sulcata* в зависимости от месяца сбора образцов (разными индексами *a*, *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

4.3.3. Коэффициент феофитинизации

Хлорофилл в лишайниках очень чувствителен к изменениям экологических факторов, его разрушение наблюдается при различных изменениях в окружающей среде, например, при почвенной засухе и недостаточном водоснабжении, а также в условиях загрязнения воздуха [Слонов и др., 2009]. В условиях воздействия кислотных поллютантов и загрязнения тяжелыми металлами наблюдается разрушение хлорофилла с образованием феофитина [Rao, Le Blanc,

1966; Nash, 1976; Puckett, 1976]. Феофитин – тёмно-голубоватый воскоподобный пигмент, являющийся молекулой хлорофилла с замещённым атомом магния на два атома водорода [Boonpragob, 2002]. Изменения содержания хлорофилла и феофитина неоднократно применялись для оценки качества воздуха [Garty et al., 1985; Von Arb, Brunold, 1990; Balaguer, Manrique, 1991; Boonpragob, Nash, 1991]. Использование данного подхода позволяет обнаружить загрязнения при небольших концентрациях поллютантов, установить негативные воздействия на лишайник до появления ответных реакций, в виде замедления роста и изменения морфологии таллома, а, следовательно, позволяет оперативнее обнаружить последствия загрязнения и применить на обследуемой территории профилактические и защитные меры для снижения риска необратимых последствий [Boonpragob, 2002].

Для оценки деградации хлорофилла в феофитин был рассчитан коэффициент феофитинизации. Рассчитанные средние значения коэффициента феофитинизации и содержания хлорофилла *a* в обследованных квадратах в городе Калининграде и на фоновых территориях представлены на рисунке 49. Среднее значение коэффициента феофитинизации в городе Калининграде составляет $0,91 \pm 0,09$, с минимальным значением – 0,66 (квадрат Н-14) и максимальным – 1,12 (квадрат Н-16). На фоновых территориях минимальное значение обнаружено в окрестностях Гастеллово – 0,60, максимальное – 0,86 в окрестностях города Светлогорска. Среднее значение коэффициента феофитинизации для всех проб, отобранных на фоновых территориях, составляет $0,77 \pm 0,08$, что достоверно меньше ($p < 0,001$) по сравнению с городской территорией.

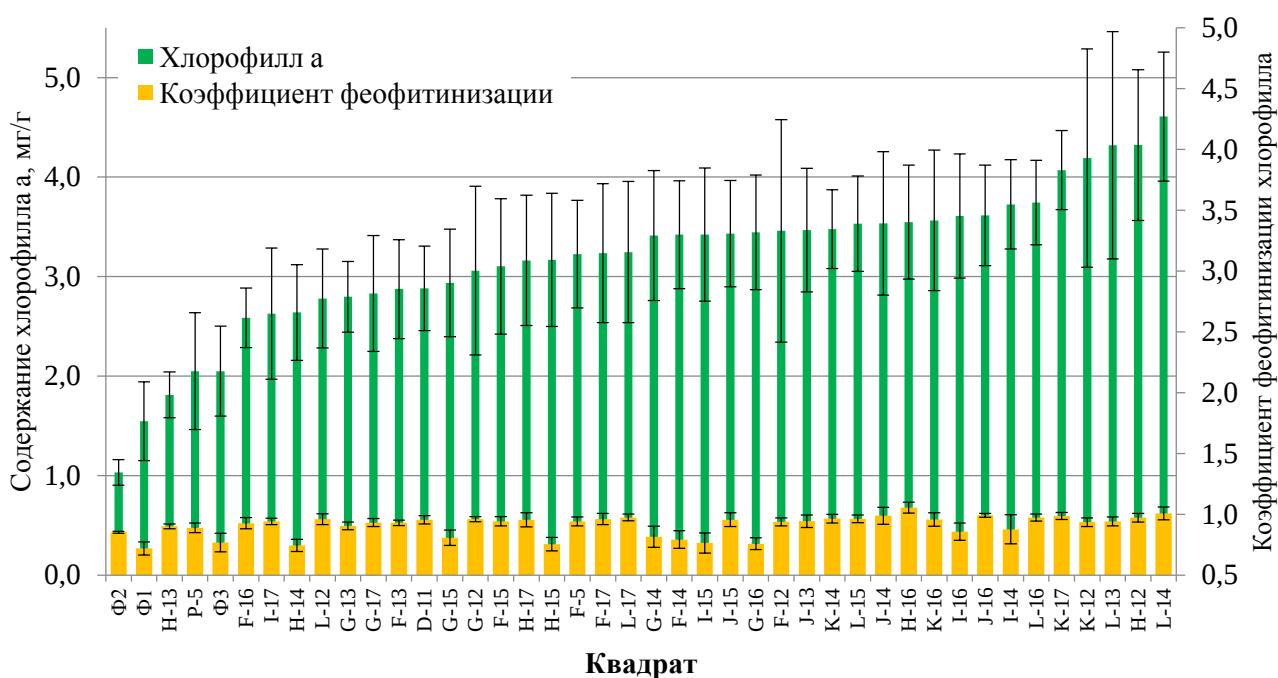


Рисунок 49 – Сопоставление среднего содержания хлорофилла *a* и коэффициента феофитинизации в талломе *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях

В результате проведенного попарного сравнения, с использованием критерия Манна – Уитни, были установлены достоверные различия ($p < 0,05$) в уровне феофитинизации хлорофилла в образцах *Parmelia sulcata* из г. Калининграда и на фоновых территориях (рисунок 50), за исключением фоновой площадки в лесопарковой зоне на территории города Светлогорска ($p = 0,531$).

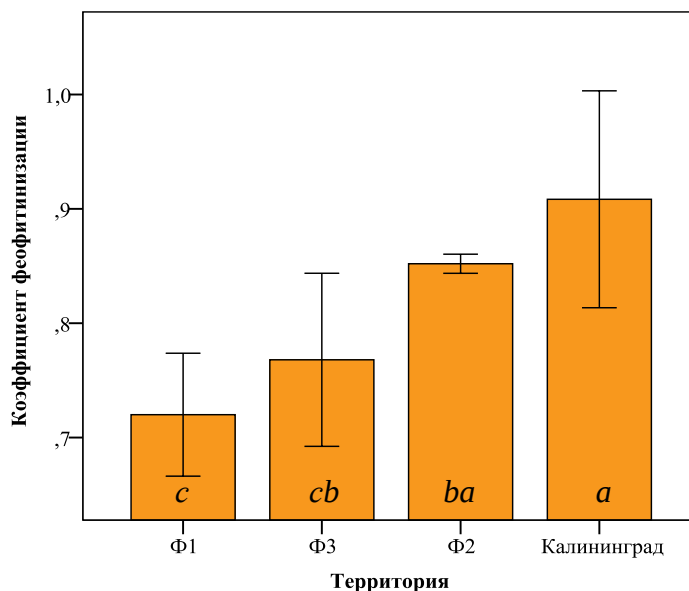


Рисунок 50 – Средний коэффициент феофитинизации хлорофилла *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a*, *b*, *c* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

При сравнении средних коэффициентов феофитинизации хлорофилла на территориях с разным индексом качества воздуха, было установлено, что по данному показателю достоверно отличался ($p < 0,01$) обследованный участок с индексом качества воздуха 4.E4 – фоновая территория в окрестностях города Зеленоградска (рисунок 51).

При анализе уровня деструкции хлорофилла в талломе *Parmelia sulcata* в зависимости от положения ствола дерева к свету как при анализе всей выборки, так и в пробах, отобранных на территориях с индексом качества воздуха 1.E5, достоверно отличим ($p < 0,05$) коэффициент феофитинизации в условиях ограниченного освещения (полутень) по сравнению с затененными и освещенными местообитаниями.

По результатам корреляционного анализа уровня деструкции хлорофилла в *Parmelia sulcata* в зависимости от месяца сбора образцов для территорий с индексом качества воздуха 1.E5 было установлено наличие слабой положительной зависимости ($r_s = 0,356$; $p < 0,001$). Меньший коэффициент обнаружен в весенние месяцы – апрель и май ($0,75 \pm 0,06$ и $0,87 \pm 0,12$ соответственно), с возрастанием до $0,99 \pm 0,05$ и $0,97 \pm 0,03$ в октябре и ноябре (рисунок 52).

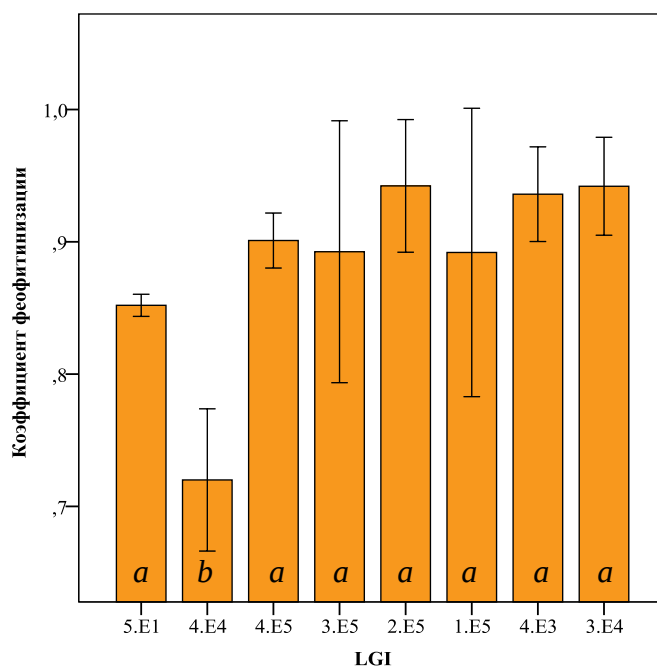


Рисунок 51 – Средний коэффициент феофитинизации хлорофилла *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI (индексами *a* и *b* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

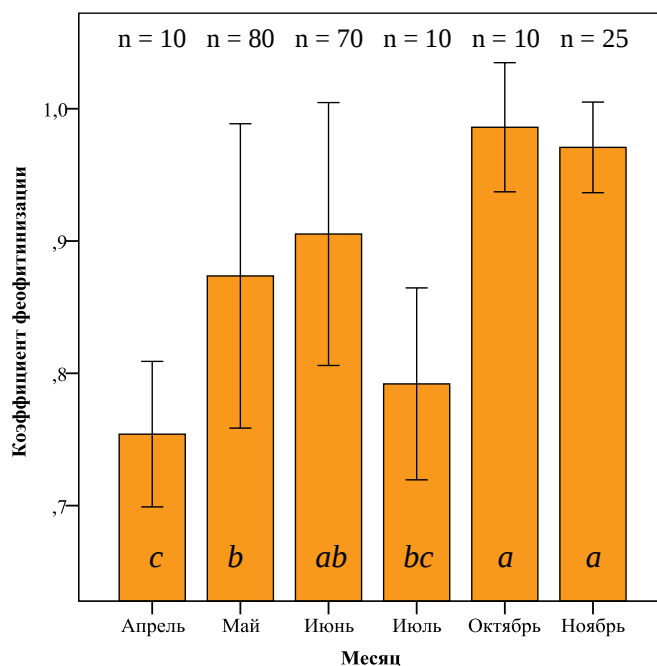


Рисунок 52 – Средний коэффициент феофитинизации хлорофилла *Parmelia sulcata* в зависимости от месяца сбора образцов (разными индексами *a*, *b* и *c* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Вероятнее всего, выявленная динамика увеличения коэффициента феофитинизации, может быть объяснена наличием средней прямой связи с содержанием хлорофилла *a* (для всей выборки $n = 338$: $r_p = 0,447$, $p < 0,001$; для с территорий с индексом качества воздуха 1.E5 $n =$

205: $r_p = 0,392$, $p < 0,001$), содержание которого также увеличивается в диапазоне месяцев апрель-ноябрь (рисунок 44).

Таким образом, полученные результаты, демонстрирующие увеличение содержания пигментов в таллومه *Parmelia sulcata* на территориях города с разным уровнем качества атмосферного воздуха наряду с относительно постоянным значением коэффициента феофитинизации хлорофилла, свидетельствуют об отсутствии в районе исследования заметного влияния кислотных поллютантов на фотосинтетическую систему индикаторного вида лишайника. Наличие достоверных различий в содержании основного фотосинтетического пигмента (хлорофилла *a*) на территориях с разным уровнем загрязнения воздуха, дает возможность использовать последний в качестве тест-систем для проведения биоиндикационных исследований. Ввиду того, что на территории г. Калининграда выявлена слабая зависимость увеличения содержания хлорофилла *a* и повышения коэффициента феофитинизации у лишайника *Parmelia sulcata* в диапазоне месяцев апрель-ноябрь, проведение биоиндикационных исследований является возможным в ограниченный промежуток времени, характеризующийся постоянством действия таких экологических факторов, как влажность воздуха, температура и количество света. В противном случае будет наблюдаться вариация содержания пигментов в ответ на действие перечисленных факторов. Как отмечает Бунпрагоб [Boonpragob, 2002], в случае активного биомониторинга, трансплантация и отбор проб должны начинаться в начале любого сезона, с тем, чтобы можно было наблюдать пролонгированные изменения качества воздуха, в связи с сильной вариацией содержания поллютантов во влажный и сухой сезон, в летние и зимние месяцы. Данная рекомендация справедлива и для пассивного биомониторинга и еще раз подчеркивает важность ограничения периода проведения исследования.

4.4. Содержание азота, углерода и фосфора в таллومه лишайника *Parmelia sulcata*

Для нормального роста и развития, как растений, так и лишайников необходимы микро- и макроэлементы, которые не могут быть заменены другими и без которых растения не могут полностью завершить цикл развития. Как известно, минеральное питание лишайников зависит от атмосферных осадков и элементного состава воздуха. Особенности экологических условий на урбанизированных территориях могут существенно сказаться на качественном и количественном составе элементов, включенных в слоевище лишайников, дисбаланс которых может привести к нарушению целостности ассоциации симбионтов и гибели лишайника [Бязров, 2002, 2005; Benner, Vitousek, 2007; Бровко и др., 2016].

Результаты оценки качества воздуха лишеноиндикационным методом VDI 3957 Blatt 13 продемонстрировали наличие в Калининграде очень сильного воздействия эвтрофицирующих соединений (раздел 4.2), что, в свою очередь, связано с преобладанием на обследованной территории нитрофитных видов лишайников, которые способны заселять местообитания, богатые усвояемыми соединениями азота. В условиях избыточного поступления соединений азота, лишайникам для его ассимиляции требуются углеродные скелеты, что достигается за счет увеличения фотосинтетической активности фотобионтов. Данные процессы являются энергозатратными, а, следовательно, лишайникам требуется достаточное количество макроэргических соединений для включения азота в метаболизм [Palmqvist et al., 1998; Gaio-Oliveira et al., 2005b, Palmqvist, Dahlman, 2006; Palmqvist et al., 2017; Carter et al., 2017]. Йоханссон с соавторами предполагают [Johansson et al., 2011], что для лишайников требуется достаточное количество фосфора, чтобы перенаправить избытки азота от микобионта в новые клетки фотобионтов, что обуславливает увеличение фотосинтетической способности. Были проведены лабораторные исследования по определению процентного содержания азота и углерода как основных органогенных элементов, играющих ключевую роль в регуляции процессов жизнедеятельности в талломах лишайника *Parmelia sulcata*, а также фосфора, входящего в состав макроэргических соединений, необходимых для обеспечения энергетических процессов в клетках. Результаты среднего процентного содержания азота, углерода и фосфора в обследованных квадратах в городе Калининграде и на фоновых территориях представлены в приложении 10.

4.4.1. Содержание азота

Среднее процентное содержание азота в талломе лишайника *Parmelia sulcata* в городе Калининграде составляет $2,41 \pm 0,56$ %. Минимальное содержание азота на территории города установлено в квадрате Н-13 – 1,19 %, а максимальное в квадрате I-16 – 4,18 %. На фоновых территориях содержание азота в талломах было достоверно ниже ($p < 0,001$), среднее значение составляло $1,46 \pm 0,46$ %, минимальное значение – 0,84 % в лесопарке в городе Светлогорске (Ф2), максимальное – 2,53 % в районе п. Гастеллово (Ф3). При сравнении полученных результатов с литературными данными можно предположить, что, к настоящему времени, нами установлены минимальный (0,84 %) и максимальный (4,18 %) процент содержания азота в талломе *Parmelia sulcata*. Так, в Лондоне в данном виде лишайника содержание азота описывалось на уровне 1,60 % [Purvis et al., 2003], в исследовании, проведенном в земле Северный Рейн-Вестфалия (Германия), содержание варьировало от 1,09 % до 4,10 % [Franzen-

Reuter, 2004], в Саксонии (Германия) – от 1,27 % до 3,88 % [Nadler, Stetzka, 2014], в земле Гессен (Германия) – от 1,23 % до 3,60 % [Windisch et al., 2016]. Установленный нами максимальный процент азота на исследованной территории потенциально может быть выше. Так, например, было установлено [Crittenden et al., 1994], что концентрации азота в микобионте при оптимальном уровне доступности азота в окружающей среде колеблются от 0,23 до 5,3 %. Многочисленные данные свидетельствуют [Rai, 2002; Nash, 2008; Головкин и др., 2015], что цианолишайники имеют более высокое содержание азота (2,20–4,70 %), чем фиколишайники (0,40–0,85 %). По-видимому, данная закономерность справедлива только для естественных территорий, не подверженных воздействию химически активных соединений азота.

В городе среднее содержание азота в квадратах исследования вариабельно (приложение 10), минимальное содержание выявлено в квадрате P-5 ($1,40 \pm 0,25$ %), а максимальное в L-14 ($3,42 \pm 0,15$ %). Непосредственно в квадратах учета распределение содержания азота в талломах индикаторного вида также неоднородно. В частности, в квадрате G-15 содержание варьирует от 3,80 % до 1,89 % (рисунок 53). Содержание азота более 2,5 % зафиксировано вблизи дорог с высокой автотранспортной нагрузкой (ул. Пролетарская и ул. Горького) и вблизи мест стоянки автомобилей (ул. Ракитная), меньшее содержание установлено в зоне жилой застройки и в рекреационной зоне. Подробный анализ загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими соединениями в функциональных зонах города и связь с автотранспортной нагрузкой представлены в разделе 4.7.

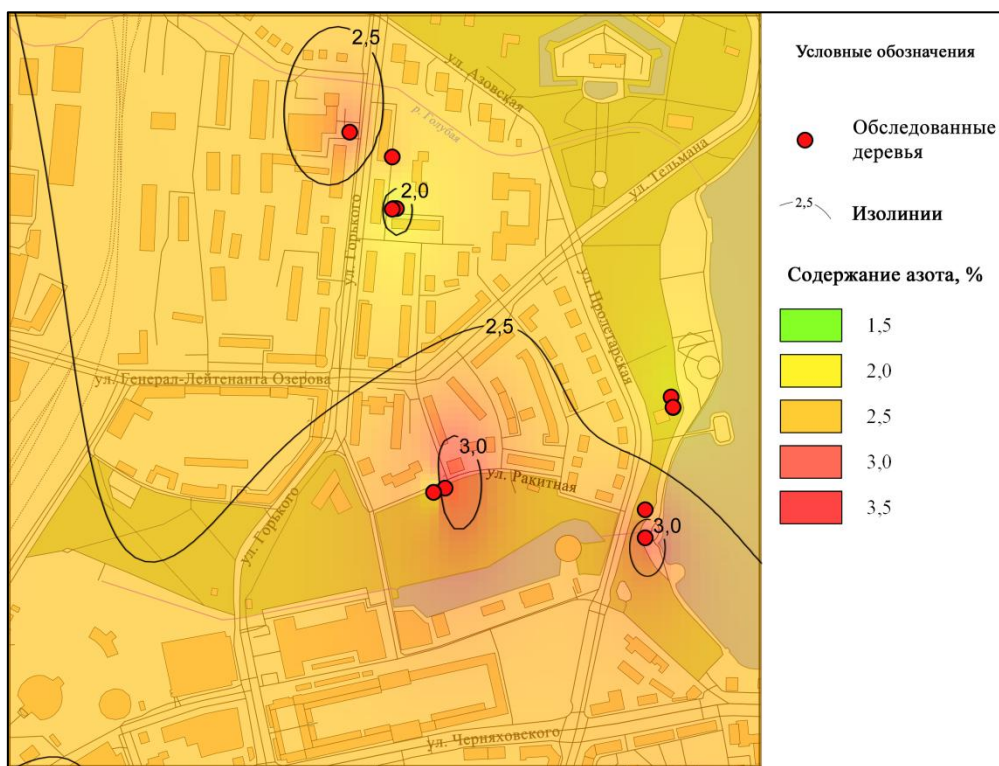


Рисунок 53 – Схема распределения содержания азота в талломах *Parmelia sulcata* в квадрате G-15 в городе Калининграде

На фоновых территориях более низкое содержание установлено в окрестностях Светлогорска и Зеленоградска ($0,94 \pm 0,08$ % и $1,40 \pm 0,33$ % соответственно), по сравнению с данными, полученными в окрестностях поселка Гастеллово ($1,78 \pm 0,43$ %). В результате проведенного попарного сравнения, с использованием критерия Манна – Уитни, были установлены достоверные различия ($p < 0,01$) в содержании азота в образцах *Parmelia sulcata* из города и трех фоновых территорий (рисунок 54).

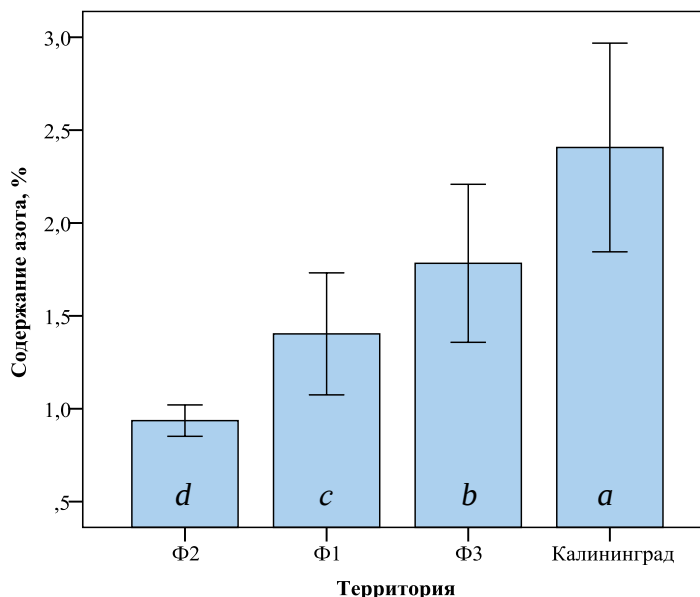


Рисунок 54 – Среднее содержание азота в талломе *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными индексами *a*, *b*, *c*, *d* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,01$)

Содержание азота в талломе индикаторного вида лишайника достоверно различается (на уровне $p < 0,05$) на территориях с разным индексом качества воздуха (LGI), определенным лишеноиндикационным методом (рисунок 55). Наименьшее содержание азота ($0,94 \pm 0,08$ %) установлено на территории (Ф2) с очень высоким качеством воздуха в сочетании с очень низким воздействием эвтрофирующих соединений (5.E1). Территории с высоким качеством воздуха в сочетании с сильным (4.E4 – фоновая территория в окрестностях города Зеленоградска) и очень сильным (4.E5 – квадрат Н-13) воздействием эвтрофирующих соединений достоверно неразличимы ($p = 0,257$). На территориях с индексом 3.E5 и 2.E5 наблюдается повышение содержания азота в талломах лишайников – $1,95 \pm 0,46$ % и $2,23 \pm 0,54$ % соответственно. Достоверных различий ($p > 0,05$) не установлено между территориями с индексами качества воздуха 1.E5, 4.E3 и 3.E4.

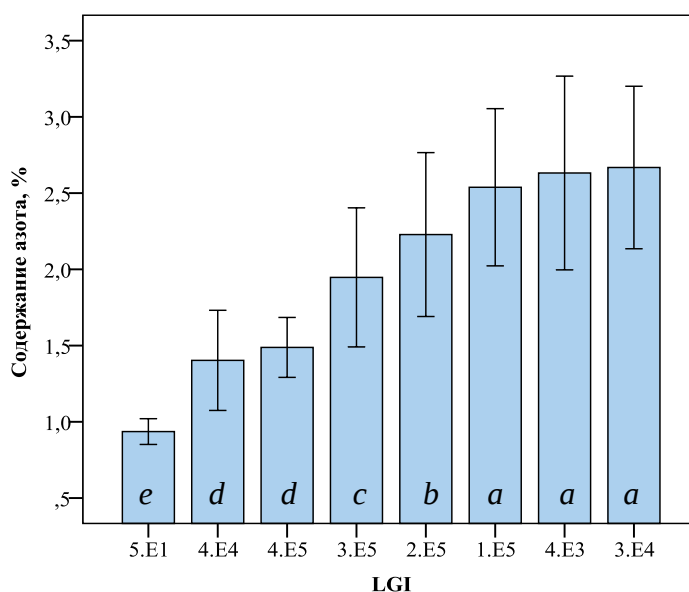


Рисунок 55 – Среднее содержание азота в талломе *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Ввиду наличия достоверных различий в содержании азота на территориях с разными показателями качества воздуха, но одинаковым показателем влияния эвтрофицирующих соединений, был проведен сравнительный анализ содержания азота для каждого показателя, входящего в состав комбинированного индекса качества воздуха (рисунок 56).

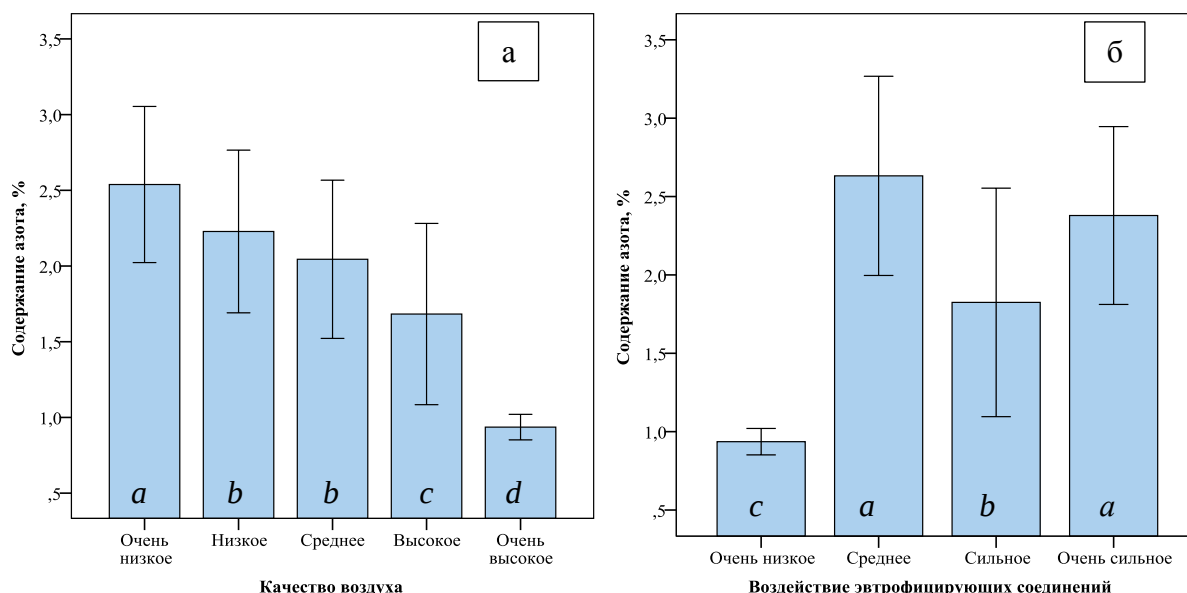


Рисунок 56 – Среднее содержание азота в талломе *Parmelia sulcata* в зависимости от: а) качества воздуха, б) воздействия эвтрофицирующих соединений (разными индексами a, b, c, d обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Как видно из рисунка 56а, содержание азота в талломе индикаторного вида наиболее точно дифференцируется при разных уровнях качества воздуха, по сравнению с уровнями

воздействия эвтрофицирующих соединений (рисунок 56б), где отсутствуют достоверные различия ($p = 0,409$) при среднем (Е3) и очень сильном (Е5) уровне воздействия. С долей вероятности можно утверждать, что методика лишеноиндикационного картирования с расчетом показателя воздействия эвтрофицирующих соединений не подходит для дифференциации территорий по уровню эвтрофикации атмосферного воздуха, что также было показано при изучении воздействия автотранспортной нагрузки на лишенобиоту в городе Гиссен [Windisch et al., 2016].

4.4.2. Содержание углерода

В результате исследований было установлено, что среднее содержание углерода в талломе лишайника *Parmelia sulcata* в городе Калининграде составляет $43,34 \pm 1,35$ %. Наименьшее содержание углерода в исследуемом виде лишайника обнаружено в квадрате F-12 – 32,48 %, а максимальное в квадрате H-14 – 48,64 %. На фоновых территориях содержание углерода в талломах было достоверно выше ($p < 0,05$), и в среднем составляло $43,96 \pm 1,32$ %, с минимальным значением – 41,60 % в окрестностях города Светлогорска (Ф2), максимальное – 47,71 % на северо-восточной окраине города Зеленоградска (Ф1).

Отношение углерода к азоту достоверно выше ($p < 0,001$) на фоновых территориях ($32,91 \pm 9,74$) по сравнению с городом ($19,12 \pm 5,24$). На фоновых территориях соотношение элементов (C:N) варьировало приблизительно от 17:1 в окрестностях поселка Гастеллово до 51:1 в лесопарковой зоне в городе Светлогорске. В Калининграде соотношение углерода к азоту находилось в следующих значениях: от 10:1 в квадрате I-16 до 38:1 в квадрате H-13.

Как видно из рисунка 57а, наименьшее содержание углерода установлено в лесопарковой зоне Светлогорска ($42,57 \pm 0,94$ %), в свою очередь, максимальное содержание определено в талломах лишайников, отобранных на фоновой территории в окрестностях города Зеленоградска ($44,64 \pm 1,16$ %). В целом, по уровню содержания углерода в талломе лишайника фоновые территории Ф1, Ф3 и город Калининград достоверно неразличимы ($p > 0,05$). В то же время, по такому показателю как соотношение углерода к азоту (рисунок 57б), все обследованные территории достоверно различаются ($p < 0,05$). Наименьшее соотношение C:N наблюдается в образцах *Parmelia sulcata*, собранных на территории города Калининграда (приблизительное значение – 19:1), а максимальное - в окрестностях Светлогорска (46:1).

Проведенное сравнение среднего содержания углерода в слоевище *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI, показало (рисунок 58а), что достоверно низкое содержание углерода отмечено только в лесопарковой зоне города Светлогорска (LGI –

5.Е1). Для остальных обследованных территорий достоверных различий в уровне процентного содержания углерода выявлено не было. На рисунке 58б видно, что в соотношении углерода к азоту прослеживается динамика уменьшения отношения с ухудшением качества атмосферного воздуха.

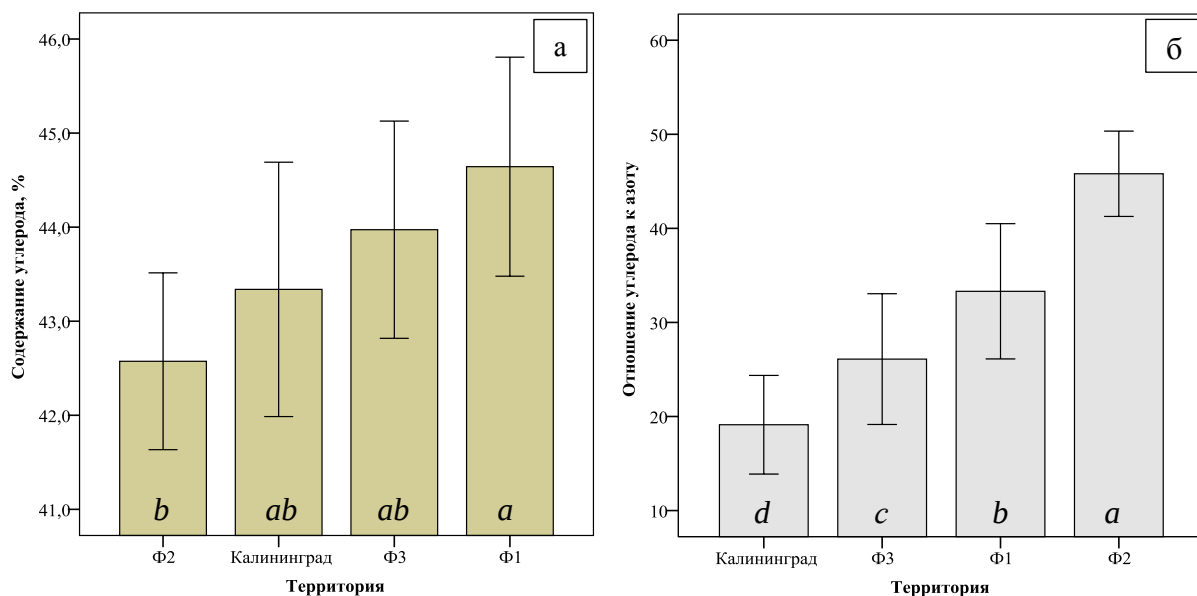


Рисунок 57 – Среднее содержание углерода (а) и соотношение углерода к азоту (б) в талломе *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

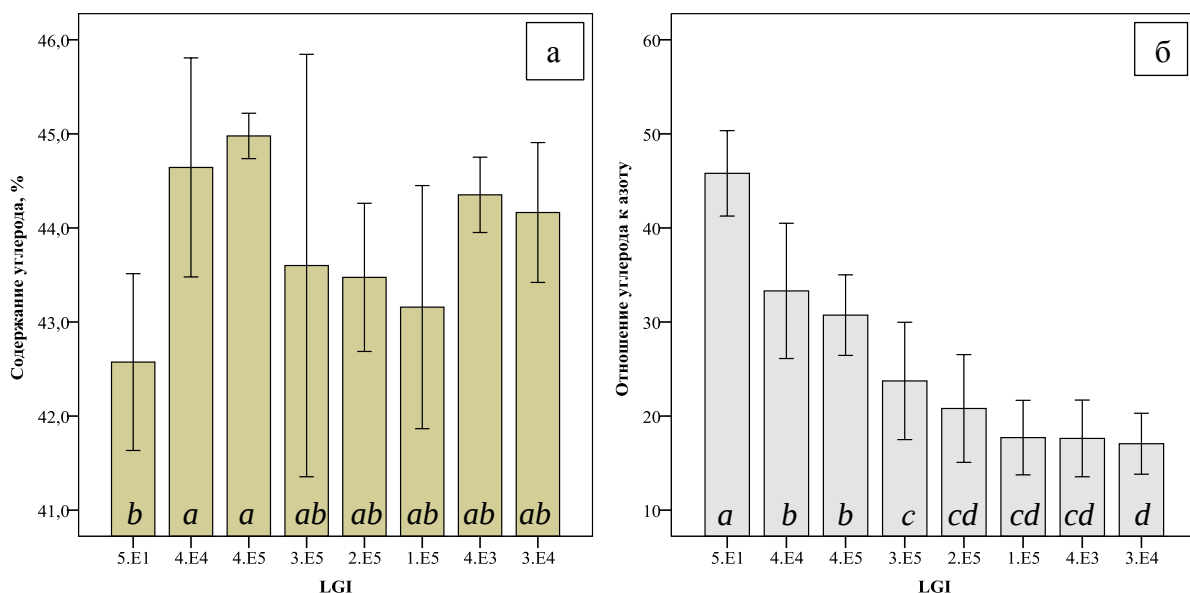


Рисунок 58 – Среднее содержание углерода (а) и соотношение углерода к азоту (б) в талломе *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

В целом, можно сказать, что процентное содержание углерода в слоевище эпифитного лишайника *Parmelia sulcata* в меньшей степени зависит от качества атмосферного воздуха, по

сравнению с азотом, содержание которого с ухудшением состояния атмосферного воздуха может пятикратно возрасти (с 0,84 % до 4,18 %). Наблюдаемая вариация – с 32,48 % до 48,64 %, вероятнее всего, находится в пределах значений, характерных для данного вида лишайника. Так, например, при изучении содержания химических элементов в талломах эпигейных лишайников родов *Peltigera*, *Cladonia* и *Cetraria* было отмечено стабильное содержание углерода, концентрация которого в пересчете на сухой вес у всех видов оставалась в пределах 350–420 мг/г, с характерной видоспецифичностью в отношении накопления макро- и микроэлементов [Табаленкова, Головки, 2015].

При проведении эксперимента по оценке воздействия на окружающую среду выпадений азота и фосфора [Palmqvist et al., 2017], где в качестве модельного объекта выступал трехкомпонентный лишайник *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., было установлено, что симбиотический образ жизни лишайников может помешать им использовать изобилие питательных веществ для увеличения ассимиляции углерода и роста таллома: более быстрый рост водорослей по сравнению с грибным компонентом приводит к усилению конкуренции за свет и CO₂ среди клеток водоросли *Coccomyxa*, а также повышает конкуренцию за углерод между фотобинтом и микобионтом, в результате чего ни фотосинтез, ни рост таллома не показали ответных реакций на увеличение поступления соединений азота.

4.4.3. Содержание фосфора

Среднее содержание фосфора (в пересчете на P₂O₅) в талломе лишайника *Parmelia sulcata* в городе Калининграде составляет $0,65 \pm 0,26$ %, с минимальным содержанием, установленным в квадрате Р-5 – 0,19 %, а максимальным в квадрате Н-12 – 1,67 %. На фоновых территориях содержание фосфора в талломах было достоверно ниже ($p < 0,01$), среднее значение составляло $0,49 \pm 0,19$ %, минимальное – 0,26 % и максимальное – 0,83 % значения установлены в талломах отобранных в основании Куршской косы на окраине Зеленоградска.

Отношение азота к фосфору достоверно не различалось ($p > 0,05$) на фоновых территориях ($3,56 \pm 1,85$) по сравнению с городом ($4,39 \pm 2,07$). На фоновых территориях соотношение элементов (N:P) варьировало приблизительно от 1,2:1 в окрестностях города Светлогорска до 6,5:1 в окрестностях п. Гастеллово. В Калининграде N:P находилось в следующих значениях: от 1,4:1 в квадрате Н-13 до 15:1 в квадрате J-13.

Среди обследованных территорий минимальная концентрация фосфора в талломе установлена в окрестностях города Зеленоградска $0,44 \pm 0,22$ % (рисунок 59а), в свою очередь максимальное содержание определено в пробах лишайников, отобранных в окрестностях

города Светлогорска ($0,69 \pm 0,10$ %). Несмотря на это, в содержании фосфора в *Parmelia sulcata* на фоновых территориях (Ф1 и Ф2) и в городе Калининград достоверных различий выявлено не было ($p > 0,05$). Наименьшее соотношение N:P наблюдается в образцах с фоновой территории Ф2 (1,4:1). Максимальные значения N:P определены для Калининграда и окрестностей поселка Гастеллово – 4,4:1 (рисунок 59б).

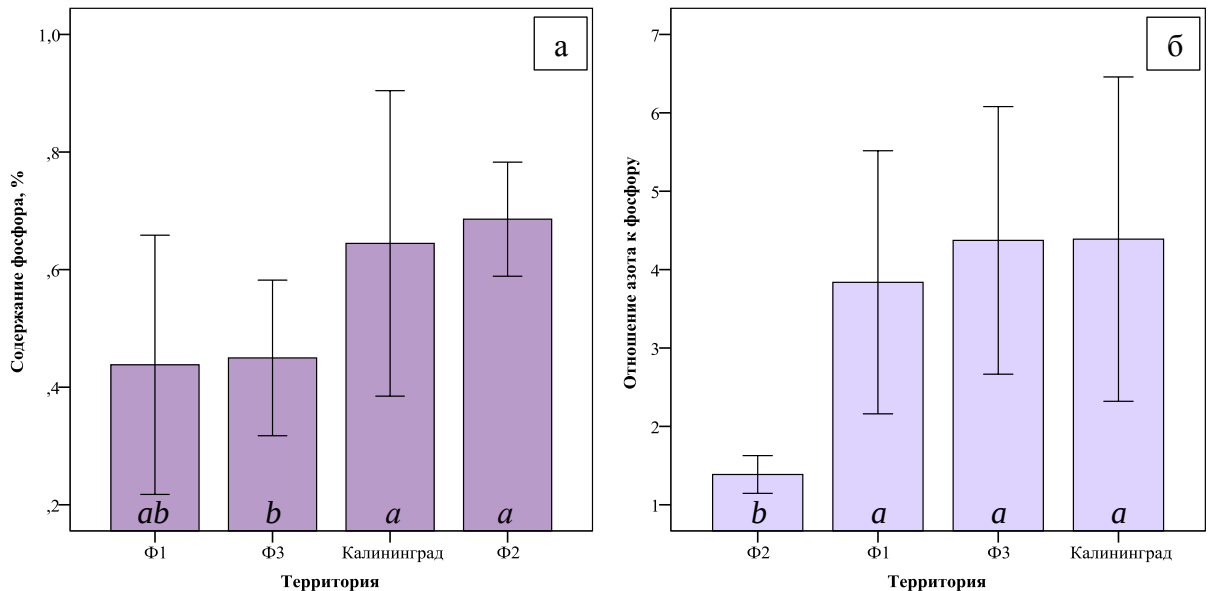


Рисунок 59 – Среднее содержание фосфора (а) и соотношение азота к фосфору (б) в талломе *Parmelia sulcata* в городе Калининграде и на фоновых территориях (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Сравнение среднего содержания фосфора в лишайнике *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI, показало (рисунок 60а) наличие достоверно высокого содержания фосфора ($1,13 \pm 0,18$ %) в городе Калининграде в квадрате К-12 (LGI – 4.Е3). В целом, закономерностей распределения процентного содержания фосфора и отношения азота к фосфору (рисунка 60б) в талломах эпифитного лишайника *Parmelia sulcata* в зависимости от качества воздуха установить не удалось. Полученные результаты свидетельствуют о большом разбросе содержания фосфора в талломе *Parmelia sulcata*, например, в городе Калининграде его содержание возрастает девятикратно: с 0,19 % до 1,67 %.

Выявленные значения содержания фосфора в городе Калининграде значительно превышают данные, описанные в литературе, где для фиколишайников, отобранных в естественных условиях, значится вариация 0,04 – 0,17 % [Трофимец, Ипатов, 1990; Nyvärinen, Crittenden, 1998; Johansson et al., 2011; Дунаева, 2012]. Подобные низкие значения содержания фосфора в лишайнике *Parmelia sulcata* обнаружены нами в районе гнездовой колонии большого баклана – от 0,02 % до 0,18 % [Pungin et al., 2018]. Более высокое содержание установлено в районе объектов уничтожения химического оружия, где содержание фосфора в талломе

Hypogymnia physodes составляет приблизительно 5 мг/г (0,50 %) и *Parmelia sulcata* – 3,5 мг/г (0,35 %) [Балясников и др., 2015]. Наиболее высокие значения установлены в лишайниках *Xanthoria elegans* и *Physcia caesia*, произрастающих на скальных породах в Восточной Антарктиде, где содержание фосфора составляло 26,5 мг/г и 6,9 мг/г (2,65 % и 0,69 % соответственно) [Багманян и др., 2014]. Отношение азота к фосфору в городе Калининграде ниже по сравнению с литературными данными, например, в экспериментах по изучению дифференциальных реакций симбионтов *Cladonia stellaris* к повышенному уровню азота и фосфора, в лишайнике наблюдалась вариация N:P от 9:1 до 17:1 [Makkonen et al., 2007].

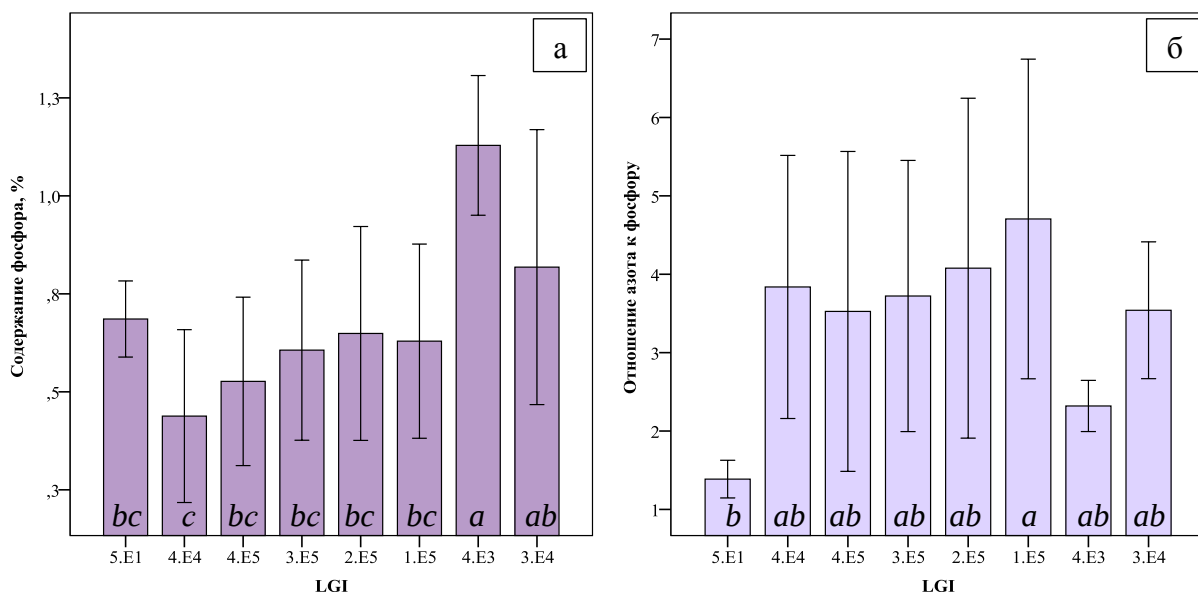


Рисунок 60 – Среднее содержание фосфора (а) и соотношение азота к фосфору (б) в талломе *Parmelia sulcata* на территориях с разным индексом качества воздуха LGI (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Повышенное содержание фосфора в талломах эпифитного лишайника *Parmelia sulcata* в городе Калининграде можно объяснить аккумуляцией данного элемента в виде фосфатов из атмосферных осадков и сухих осадений на поверхность таллома. Несмотря на то, что фосфор в отличие от соединений азота не имеет газовой фазы, его поступление в атмосферу может быть связано с сжиганием топлива на предприятиях энергетического комплекса и автомобильного транспорта, откуда в воздух городов данный элемент поступает в виде фосфорной кислоты и фосфорного ангидрида [Руководство..., 1991; Дунаева, 2012].

4.4.4. Корреляционный анализ

Нами проведен корреляционный анализ с применением коэффициента корреляции Пирсона между физиологическими и биохимическими показателями индикаторного вида

лишайника *Parmelia sulcata* ($n = 338$): содержание хлорофиллов, углерода, азота, фосфора, отношение углерода к азоту (C:N) и азота к фосфору (N:P), а также проанализирована связь с видовым разнообразием эпифитных лишайников (приложение 11).

Обнаружена средняя обратная связь между числом референтных видов лишайников на одно дерево и содержанием азота ($r_p = -0,480$; $p < 0,01$), а также содержанием хлорофилла *a* в талломе изучаемого вида лишайника ($r_p = -0,453$; $p < 0,01$). Средняя положительная связь установлена между числом референтных видов лишайников и отношением углерода к азоту ($r_p = 0,511$; $p < 0,01$). Установлена слабая положительная связь между числом нитрофитов на стволе дерева и содержанием азота в талломе *Parmelia sulcata* ($r_p = 0,133$; $p < 0,05$) и слабая обратная связь с отношением углерода к азоту C:N ($r_p = -0,244$; $p < 0,01$).

При проведении корреляционного анализа по средним значениям содержания азота, хлорофилла *a* и отношением C:N в талломе изучаемого вида лишайника и рассчитанными значениями разнообразия референтных лишайников (FDW_{Ref}), видов-индикаторов эвтрофикации (FDW_{Eu}) для каждого обследованного квадрата ($n = 42$), а также по среднему числу нитрофитов и референтных видов на одном дереве в квадрате, были получены схожие корреляционные связи (таблица 10).

Таблица 10 – Корреляционная связь основных физиологических и биохимических параметров лишайника *Parmelia sulcata* с видовым разнообразием эпифитных лишайников

Параметры	Хлорофилл <i>a</i> , мг/г	C:N	FDW_{Eu}	FDW_{Ref}	Число нитрофитов на дерево	Число референтных видов на дерево
Содержание азота, %	0,909**	-0,948**	0,316*	-0,700**	0,294	-0,730**
Хлорофилл <i>a</i> , мг/г	1	-0,896**	0,172	-0,631**	0,192	-0,648**
C:N	-0,896**	1	-0,466**	0,695**	-0,472**	0,703**

Примечания:

* Корреляция значима на уровне 0,05.

** Корреляция значима на уровне 0,01.

В связи с тем, что эпифитный лишайник *Parmelia sulcata*, как и другие виды [Palmqvist et al., 2002], способен накапливать азот пропорционально присутствию химически активных соединений азота в атмосферном воздухе, полученные результаты свидетельствуют о негативном воздействии повышения уровня осаждения азота на видовое разнообразие референтных видов лишайников.

В то же время, наличие слабых положительных связей между числом нитрофитов на стволе дерева, значением разнообразия видов-индикаторов эвтрофикации и содержанием азота

в *Parmelia sulcata*, говорит о незначительном влиянии уровня осаждения соединений азота на разнообразие нитрофитов. Вероятней всего, в городских условиях доминирование нитрофитов (раздел 4.1), обусловлено комплексом факторов, таких как снижением конкуренции со стороны референтных видов, устойчивость к избыточному осаждению соединений азота и способность существовать в условиях засушливого городского климата [Frahm, Janßen et al., 2009].

Выявлены корреляционные связи между содержанием фотосинтетических пигментов и процентным содержанием азота в талломе *Parmelia sulcata* (приложение 11). Установлена средняя прямая взаимосвязь с уровнем содержания хлорофилла *b* ($r_p = 0,598$; $p < 0,01$) и сильная прямая статистическая связь с уровнем хлорофилла *a* ($r_p = 0,841$; $p < 0,01$). Также установлены связи между содержанием пигментов и отношением углерода к азоту (C:N), где для хлорофилла *a* обнаружена сильная обратная связь ($r_p = -0,812$; $p < 0,01$), а для хлорофилла *b* – средняя обратная связь ($r_p = -0,616$; $p < 0,01$).

Установленная корреляция между содержанием азота и фотосинтетических пигментов в талломе *Parmelia sulcata* согласуется с тем, что для ассимиляции соединений азота требуется достаточное количество углеродных скелетов. Перераспределение азота от микобионта к фотобионту приводит к увеличению концентрации хлорофилла и, как следствие, увеличению фотосинтетической способности, а значит, увеличивается синтез углерода, что может использоваться и микобионтом, способствуя росту всего таллома и включению избыточного азота в метаболизм [Palmqvist et al., 1998; Gaio-Oliveira et al., 2005b, Palmqvist, Dahlman, 2006]. Как видно, хлорофилла *a*, являясь основным пигментом фотосинтеза, наиболее чувствителен к увеличению содержания азота в талломе лишайника, по сравнению с хлорофиллом *b*. При изучении орнитогенного воздействия на лишайнобиоту, было установлено наличие сильных положительных корреляционных связей между содержанием азота в *Parmelia sulcata* и хлорофилла *a* ($r_s = 0,87$; $p < 0,001$) и хлорофилла *b* ($r_s = 0,72$; $p < 0,001$) [Pungin et al., 2018]. При изучении воздействия автотранспортной нагрузки на содержание азота и хлорофилла в *Parmelia sulcata* в земле Гессен (Германия) было установлено наличие сильной связи между азотом и хлорофиллом *a* ($r_p = 0,90$; $p < 0,001$) и хлорофилла *b* ($r_p = 0,49$; $p < 0,001$) [Windisch et al., 2016].

Таким образом, ввиду наличия сильной положительной корреляционной связи между процентным содержанием азота и хлорофилла *a* в талломе индикаторного вида лишайника *Parmelia sulcata*, с точки зрения биоиндикации, перспективной является разработка методики для оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами, где в качестве тест-системы выступает содержание хлорофилла *a* в лишайнике *Parmelia sulcata*. Данная методика может стать экономически выгодной альтернативой VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015],

включающей дорогостоящую процедуру элементного CHNS-анализа, с помощью соответствующего оборудования и расходных материалов.

Для исследования влияния процентного содержания азота (независимая переменная) на содержание хлорофилла *a* (зависимая переменная) в талломе *Parmelia sulcata* был проведен регрессионный анализ. В результате применения линейного регрессионного анализа константа оказалась равной 0,296, а коэффициент регрессии 1,210. Полученное уравнение регрессии отображено на рисунке 61.

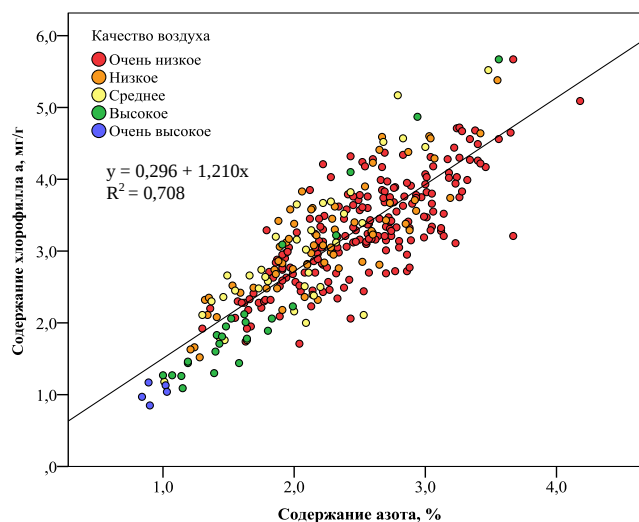


Рисунок 61 – Диаграмма рассеивания зависимости содержания хлорофилла *a* от процентного содержания азота в образцах лишайника *Parmelia sulcata* (n=338)

Для оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по содержанию хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata*, были рассчитаны контрольные значения с использованием данных по содержанию азота в методике VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015] и с использованием уравнения линейной зависимости содержания хлорофилла *a* от содержания азота (рисунок 61). Согласно полученным результатам, уровень загрязнения воздуха эвтрофицирующими веществами с категорией «низкий» можно установить, если среднее содержание хлорофилла *a*, в пробах *Parmelia sulcata* с обследуемого участка, будет меньше 2,1 мг/г; уровень «средний» – если среднее содержание хлорофилла *a* находится в пределах от 2,1 до 3,9 мг/г; уровень «высокий» – более 3,9 мг/г (Таблица 11).

Таблица 11 – Оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по содержанию азота и хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata*

Уровень загрязнения	Содержание азота, %	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г
низкий	< 1,5	< 2,1
средний	1,5 – 3,0	2,1 – 3,9
высокий	> 3,0	> 3,9

При изучении воздействия автотранспортных нагрузки на фотосинтетические пигменты в *Parmelia sulcata* в земле Гессен (Германия) [Windisch et al., 2016], были предложены схожие ориентировочные контрольные значения: «низкий» уровень загрязнения содержание хлорофилла *a* меньше 1,8 мг/г; «средний» - от 1,8 до 3,2 мг/г; «высокий» - более 3,2 мг/г. Полученные значения являются предварительными и могут быть применены только в сходных с районом исследования природно-климатических и экологических условиях.

4.5. Оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами

4.5.1. Оценка по содержанию азота в талломе лишайника *Parmelia sulcata*

Была проведена оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами согласно методике VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015] с использованием среднего процентного содержания азота в талломах *Parmelia sulcata* в обследованных квадратах в городе Калининграде (приложение 10). По результатам исследования подавляющая доля обследованной территории (90 %, 35 квадратов) характеризуется средним уровнем загрязнения эвтрофицирующими веществами (рисунок 62).

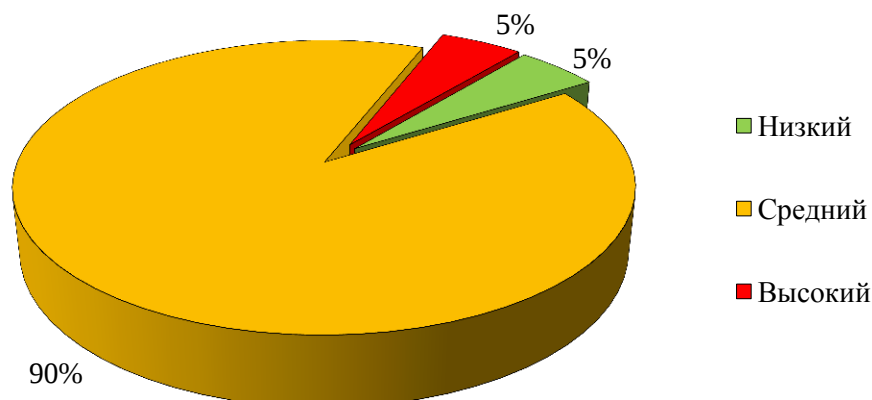


Рисунок 62 – Соотношение квадратов г. Калининграда с разным уровнем загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами (по содержанию азота в талломе лишайника *Parmelia sulcata*)

Квадраты с низким и высоким уровнем загрязнения воздуха занимают равные доли – 5 % (2 квадрата). Низкий уровень загрязнения отмечен в квадрате Н-13, перекрывающем территорию «Центрального парка культуры и отдыха», где обнаружено 32 вида лишайников и определен индекс качества воздуха 4.E5, и в квадрате Р-5, где выявлен 21 вид и LGI – 2.E5 (рисунок 63). Высокий уровень загрязнения воздуха отмечен для квадратов L-14 и L-16, где было выявлено 16 и 8 видов лишайников соответственно, а LGI имеет значение 1.E5.

На фоновых территориях были установлены следующие уровни загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами: в окрестностях города Зеленоградска (Ф1) и Светлогорска (Ф2) – низкий уровень загрязнения, а в окрестностях поселка Гастеллово (Ф3) – средний уровень.

Принимая во внимания результаты, полученные при проведении лишеноиндикационного картирования по методике VDI 3957 Blatt 13 (раздел 4.2), согласно которым подавляющая часть обследованной территории Калининграда характеризуется очень сильным влиянием эвтрофицирующих соединений (ввиду высокого значения разнообразия видов-индикаторов эвтрофикации – FDW_{Eu}), а также результаты сравнительного анализа содержания азота в талломах *Parmelia sulcata* для каждого показателя, входящего в состав комбинированного индекса качества воздуха LGI (раздел 4.4.1) и отсутствие значимой корреляции между содержанием азота в *Parmelia sulcata* и числом нитрофитов, произрастающих на одном дереве (раздел 4.4.4), можно утверждать, что действующая методика лишеноиндикационного картирования [VDI, 2005] с расчетом показателя воздействия эвтрофицирующих соединений не подходит для дифференциации территорий по уровню эвтрофикации атмосферного воздуха.

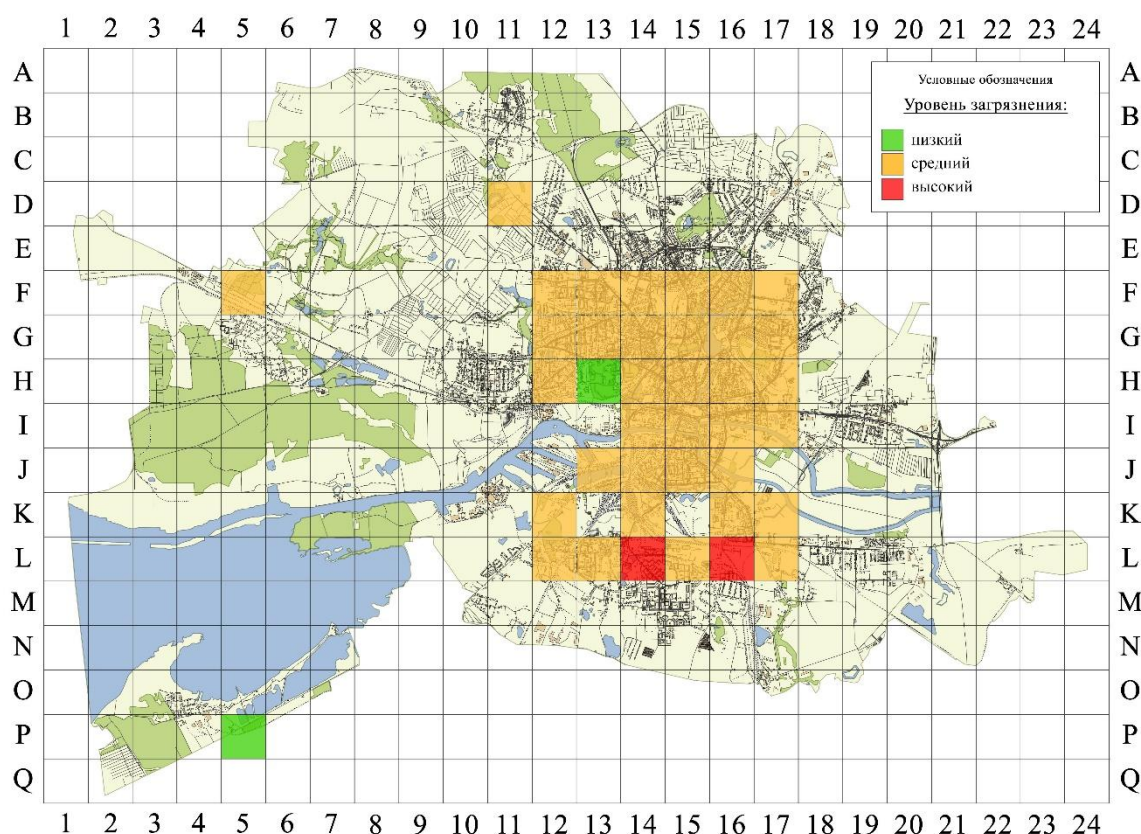


Рисунок 63 – Схема загрязнения атмосферного воздуха г. Калининграда эвтрофицирующими соединениями (по содержанию азота в *Parmelia sulcata* согласно методике VDI 3957 Blatt 18)

По-видимому, это объясняется тем, что нитрофитные виды (виды-индикаторы эвтрофикации), как утверждал Ян-Петр Фрам, в большей степени являются галофитами и ксерофитами, способными существовать в условиях засушливого городского климата в комбинации с засолением субстрата [Frahm, Janßen et al., 2009]. В свою очередь методика VDI 3957 Blatt 18 учитывает способность индикаторного лишайника *Parmelia sulcata* накапливать в талломе азот пропорционально присутствию химически активных соединений азота в атмосферном воздухе [VDI, 2015].

Так, согласно методике [VDI, 2015], средний уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами соответствует среднегодовой концентрации NO_2 – 10-25 мкг/м^3 , что сопоставимо со среднегодовой концентрацией диоксида азота (21-33 мкг/м^3) в городе Калининграде в 2015 году (рисунок 64) [Государственный доклад ..., 2016]. Провести сравнение полученных результатов с теоретическими уровнями осаждения соединений азота, по данным VDI 3957 Blatt 18 (таблица 5) на исследуемой территории не представляется возможным, ввиду отсутствия сведений по суммарному выпадению азота и аммония в городе Калининграде [Государственный доклад ..., 2016, 2017].

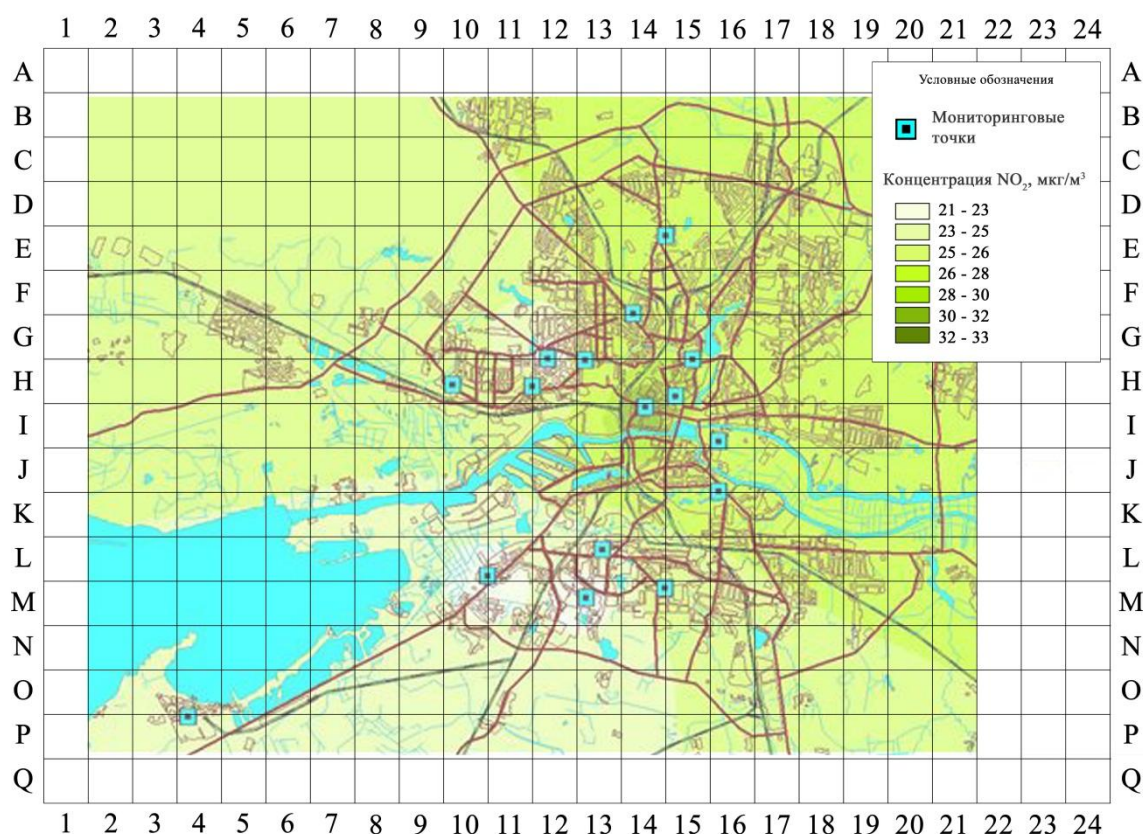


Рисунок 64 – Характеристика загрязненности атмосферного воздуха города Калининграда диоксидом азота по среднегодовым концентрациям в 2015 году [Государственный доклад ..., 2016].

4.5.2. Оценка по содержанию хлорофилла *a* в талломе лишайника *Parmelia sulcata*

На основании рассчитанных контрольных значений содержания хлорофилла *a* в *Parmelia sulcata* (таблица 11) и среднего содержания фотосинтетического пигмента в талломах лишайника в обследованных квадратах (приложение 9), была проведена оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами в городе Калининграде. Большая часть обследованной городской территории (82 %, 32 квадрата) имеет средний уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами (рисунок 65).

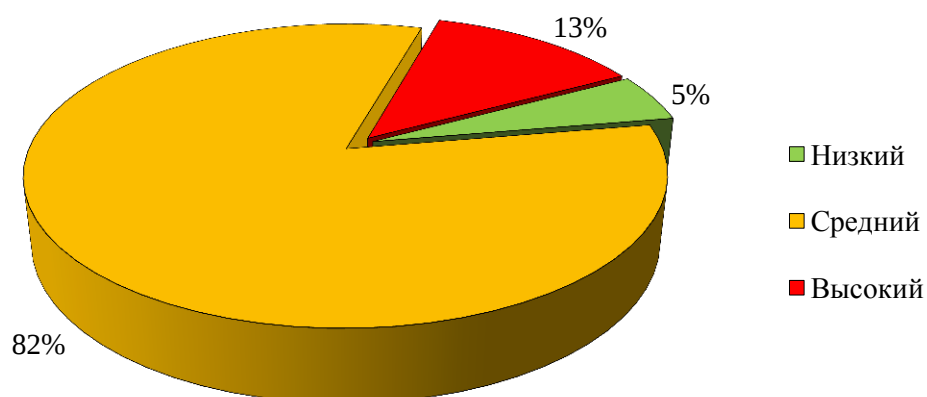


Рисунок 65 – Соотношение квадратов г. Калининграда с разным уровнем загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами (по содержанию хлорофилла *a* в талломе лишайника *Parmelia sulcata*)

Два квадрата (Н-13 и Р-5) как и при оценке с применением методики VDI 3957 Blatt 18, имеют низкий уровень загрязнения. В пяти квадратах (13 % обследованной территории) уровень загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами оценен как высокий (рисунок 66): Н-12 (месяц сбора проб – ноябрь; среднее содержание хлорофилла *a* $4,32 \pm 0,76$ мг/г; содержание азота $2,97 \pm 0,52$ %), К-12 (октябрь; $4,19 \pm 1,10$ мг/г; $2,63 \pm 0,64$ %), К-17 (ноябрь; $4,07 \pm 0,40$ мг/г; $2,93 \pm 0,51$ %), L-13 (октябрь; $4,32 \pm 1,14$ мг/г; $2,67 \pm 0,53$ %) и L-14 (октябрь; $4,61 \pm 0,65$ мг/г; $3,42 \pm 0,15$ %). Ввиду того, что сбор образцов *Parmelia sulcata* в указанных квадратах осуществлялся в октябре-ноябре 2017 года, мы не можем исключить сезонного воздействия на содержание пигментов (раздел 4.3.1). Тем не менее, образцы лишайника *Parmelia sulcata*, собранные в октябре 2017 года в окрестностях города Светлогорска (Ф2), несмотря на благоприятные климатические условия данного периода времени (влажность воздуха, количество осадков, температура воздуха и др.), показывают наименьшее среднее содержание хлорофилла *a* из всей выборки $1,03 \pm 0,13$ мг/г сухого веса. В ходе сравнения среднего содержания хлорофилла *a* в образцах, собранных в октябре-ноябре 2017 года, было установлено наличие достоверных различий ($p < 0,001$) по уровню загрязнения

эвтрофицирующими веществами. Это было определено по содержанию азота в талломе индикаторного вида лишайника (рисунок 67а), с сохранением за указанный период года сильной прямой статистической связи ($r_p = 0,86$; $p < 0,001$) между содержанием основного фотосинтетического пигмента и азота в талломе (рисунок 67б).

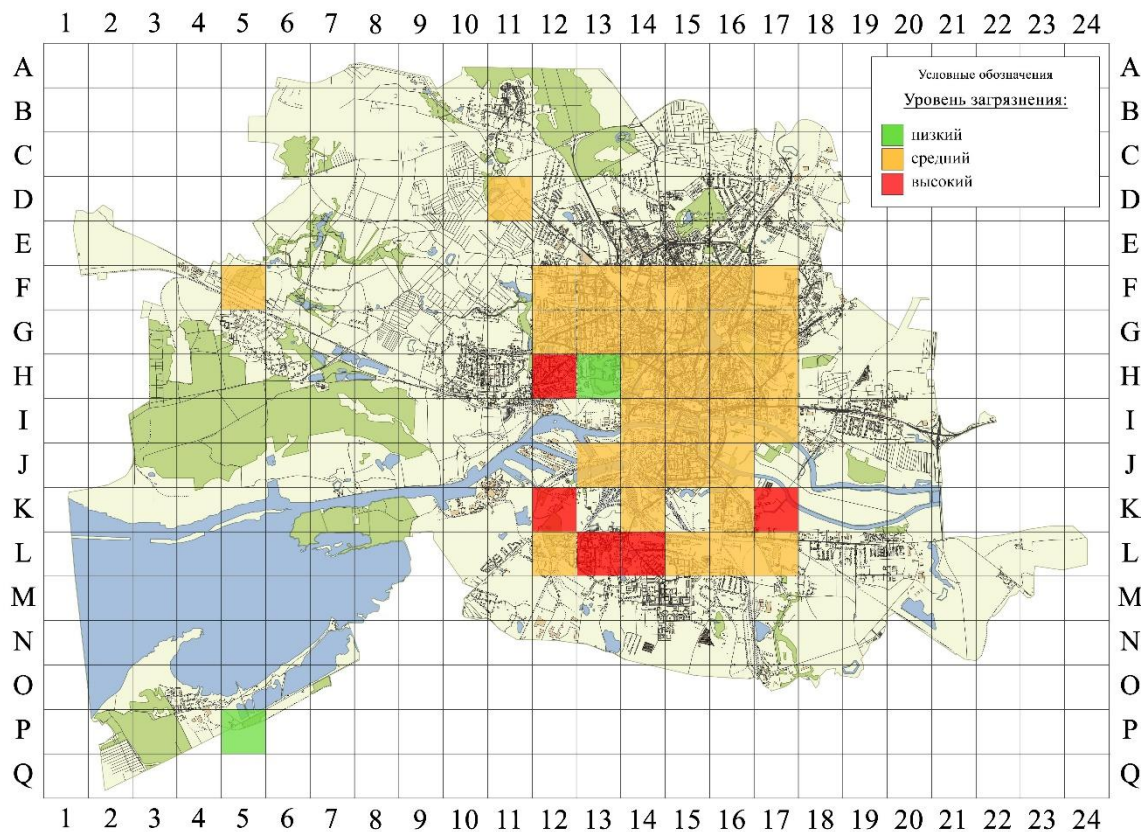


Рисунок 66 – Схема загрязнения атмосферного воздуха г. Калининграда
эвтрофицирующими соединениями (по содержанию хлорофилла *a* в талломе лишайника
Parmelia sulcata)

В результате двухфакторного дисперсионного анализа по всей выборке для оценки влияния месяца сбора образцов и уровня загрязнения эвтрофицирующими веществами на содержание хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata* было установлено, что уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами оказывает статистически достоверное влияние на содержание хлорофилла *a* ($F = 118,254$, $p < 0,001$), месяц отбора проб не оказывает статистического достоверного влияния ($F = 1,603$, $p = 0,146$), как и совместное действие двух факторов ($F = 1,633$, $p = 0,096$). Двухфакторный дисперсионный анализ, проведенный для образцов лишайника с городских территорий с индексом качества воздуха 1.E5, дал схожие результаты: уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами оказывает статистически достоверное влияние на содержание хлорофилла *a* ($F = 26,033$, $p < 0,001$), месяц отбора проб и совместное действие двух факторов не оказывает статистического достоверного влияния ($F = 1,189$, $p = 0,316$; $F = 0,512$, $p = 0,799$ соответственно).

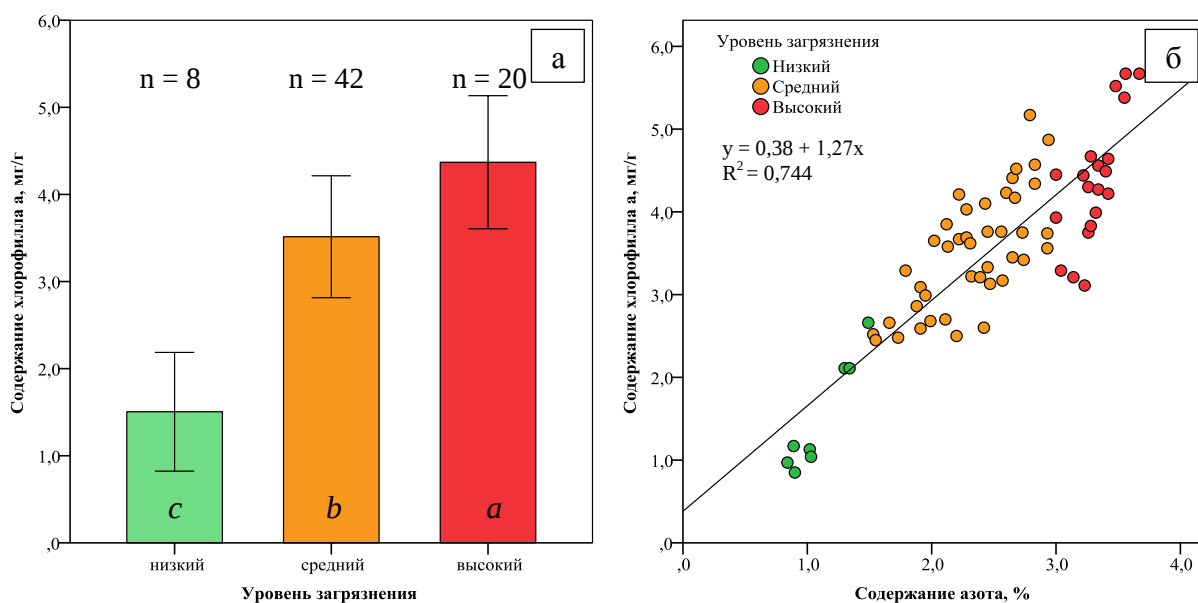


Рисунок 67 – Содержание хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata* в октябре-ноябре 2017 года: а – среднее содержание в зависимости от уровня загрязнения эвтрофицирующими веществами (разными индексами *a*, *b*, *c* обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,001$), б – диаграмма рассеивания зависимости содержания хлорофилла *a* от процентного содержания азота

Таким образом, можно заключить, что в условиях города Калининграда, содержание хлорофилла *a* в *Parmelia sulcata* зависит от содержания азота в талломе, который, согласно методике [VDI, 2015], тесно связан с уровнем эвтрофикации атмосферного воздуха. Описанная нами в разделе 4.3.1 слабая прямая зависимость между содержанием основного фотосинтетического пигмента и месяцем сбора образцов, а также наблюдаемое увеличение содержания пигмента в осенние месяцы, могут быть объяснены стохастическим выбором в осенние месяцы территорий для обследования с высоким уровнем эвтрофикации атмосферного воздуха.

На всех трех фоновых территориях, по содержанию хлорофилла *a* в индикаторном виде, был установлен низкий уровень загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами.

В целом, проведение оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по содержанию хлорофилла *a* в талломе лишайника *Parmelia sulcata* дает сопоставимые результаты с методикой VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015]. Использование биохимических показателей лишайников для задач биоиндикации является более перспективным направлением по сравнению с использованием в качестве индикаторов видового разнообразия, ввиду того, что на биохимическом уровне ответ на действие фактора наступает значительно быстрее, нежели на уровне организмов, популяций и сообществ [Бязров,

2002; Ляшенко, 2012]. В перспективе, при наличии большого количества экспериментальных данных из разных природно-климатических и геоэкологических зон, проведении сопряженного исследования содержания фотосинтетических пигментов и азота в лишайнике *Parmelia sulcata* и определении концентрации поллютантов в местах произрастания данного вида, будет разработана экономически выгодная экспресс-методика для оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами, на основе содержания хлорофилла *a* в индикаторном виде лишайника.

4.6. Изменения химического состава коры деревьев

Был проведен анализ химического состава коры деревьев на такие показатели, как pH и удельная электропроводность водной вытяжки коры, содержание нитратов, нитритов и аммония [Pungin et al., 2017]. В центральной части города Калининграде кора собиралась в 10 квадратах, с индексом качества воздуха 1.E5 и со средним уровнем загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами. Сборы осуществлялись на таких деревьях как липа мелколистная (23 дерева), ясень обыкновенный (24), клен псевдоплатановый (6), клен остролистный (41), клен серебристый (2) и клен ясенелистный (4). На фоновых территориях в окрестностях Зеленоградска: ясень обыкновенный (3 дерева), клен остролистный (3), тополь белый (4); придорожная аллея деревьев в окрестностях поселка Гастеллово: ясень обыкновенный (9) и клен остролистный (1).

Проведенный анализ химических свойств коры деревьев в 10 квадратах центральной части города показал, что достоверно ($p < 0,05$) высокие значения pH характерны для ясеня обыкновенного, клена псевдоплатанового, остролистного и ясенелистного (рисунок 68), кора данных видов деревьев может быть охарактеризована как субнейтральная – pH 5,7-6,5 [Wirth, 2010]. Кора липы сердцевидной в городе характеризуется слабокислой реакцией (pH 5,3-6,1), в свою очередь клен серебристый имеет умеренно кислую реакцию коры (pH 4,9-5,6) [Wirth, 2010].

Кора ясеня обыкновенного характеризуется наибольшим значением электропроводности – $221,1 \pm 79,6$ мкСм/см (рисунок 69), промежуточное положение занимают клены остролистный ($132,5 \pm 50,6$ мкСм/см), серебристый ($167,0 \pm 55,2$ мкСм/см) и ясенелистный ($199,0 \pm 81,5$ мкСм/см). Наименьшая удельная электропроводность вытяжки коры установлена у липы мелколистной ($107,5 \pm 45,2$ мкСм/см) и клена псевдоплатанового ($117,0 \pm 12,2$ мкСм/см).

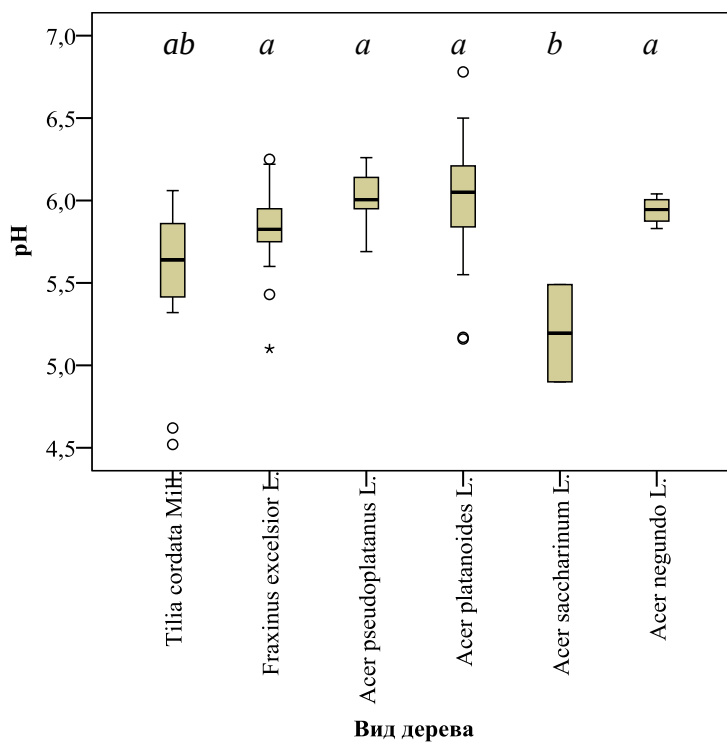


Рисунок 68 – Кислотность коры деревьев в городе Калининграде (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

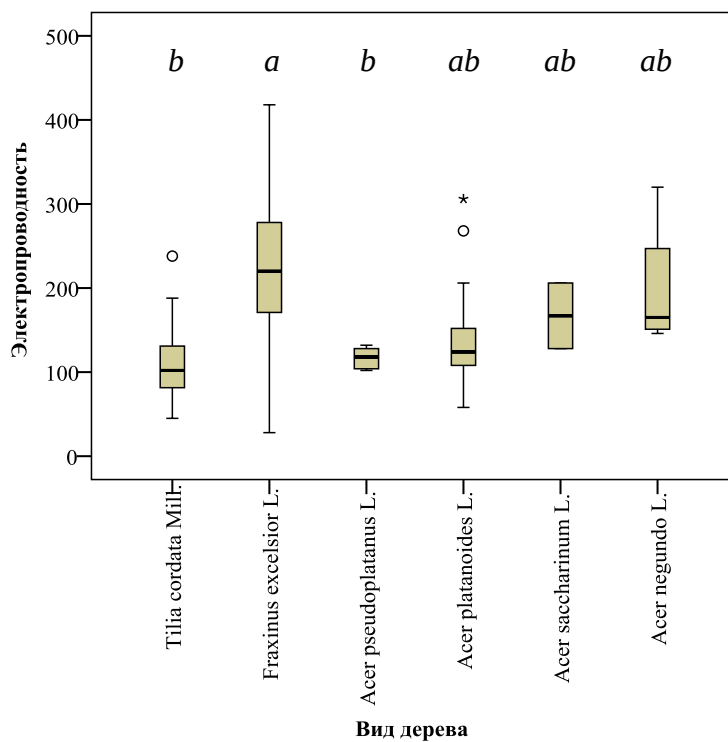


Рисунок 69 – Удельная электропроводность вытяжки коры деревьев в городе Калининграде (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

В коре ясеня обыкновенного было установлено достоверно ($p < 0,05$) высокое содержание аммония ($0,398 \pm 0,266$ мкг/мг), нитратов ($0,290 \pm 0,184$ мкг/мг) и суммы всех

определяемых соединений азота – общий азот ($0,692 \pm 0,415$ мкг/мг) (рисунок 70). Кора клена псевдоплатанового характеризуется низким содержанием аммония ($0,075 \pm 0,035$ мкг/мг) и общего азота ($0,129 \pm 0,047$ мкг/мг) и достоверно неотличима по содержанию нитратов ($0,054 \pm 0,017$ мкг/мг) с кленом серебристым и остролистным. Кора всех исследованных деревьев достоверно не различается по содержанию нитритов ($p > 0,05$).

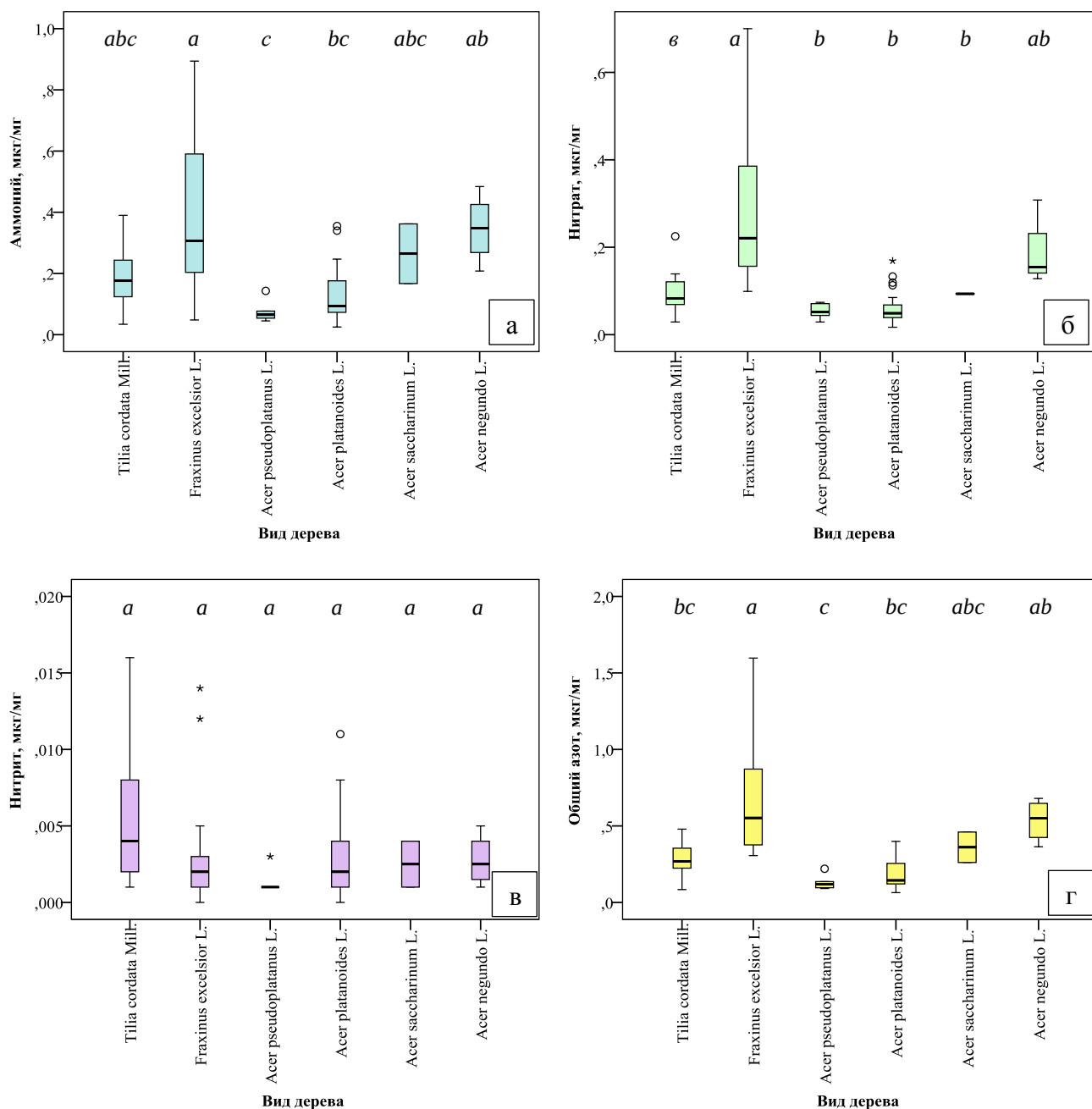


Рисунок 70 - Содержание аммония (а), нитратов (б), нитритов (в) и общий азот (г) в коре деревьев в центральной части г. Калининграда (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Проведенный анализ химических свойств коры деревьев центральной части города Калининграда показал, что между исследованными деревьями имеются достоверные различия в

значениях pH и электропроводности, а также в содержании азотсодержащих веществ. Результаты подтверждают наличие видоспецифичного характера химического состава коры деревьев [Бязров, 2002; Иржигитова и др., 2009; Иржигитова, Корчиков, 2011; Иржигитова и др., 2013].

Ввиду того, что число проб коры ясеня обыкновенного в городе и на фоновых территориях является допустимым для статистической обработки, нами был проведен анализ химических свойств коры данного вида в зависимости от качества воздуха и уровня загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами, установленными при использовании лишеноиндикационных методик [VDI, 2005; 2015].

Были выявлены отличия в значении кислотности в различных по качеству воздуха зонах (рисунок 71). Наибольшим значением pH $6,1 \pm 0,1$ характеризуются пробы, собранные на фоновой территории в окрестностях поселка Гастеллово (LGI – 3.E5), данную кору можно охарактеризовать как субнейтральную [Wirth, 2010]. В обследованных квадратах в городе Калининграде (LGI – 1.E5) pH коры можно охарактеризовать как субнейтральную ($5,8 \pm 0,3$) [Wirth, 2010]. В свою очередь, кора, собранная на фоновой территории в основании Куршской косы с высоким уровнем качества воздуха (LGI – 4.E4), является слабокислой (pH $5,4 \pm 0,27$) [Wirth, 2010]. Достоверных различий в пробах коры, отобранных на территориях с разным уровнем качества воздуха, в значениях удельной электропроводности и массовой концентрации соединений азота не обнаружено.

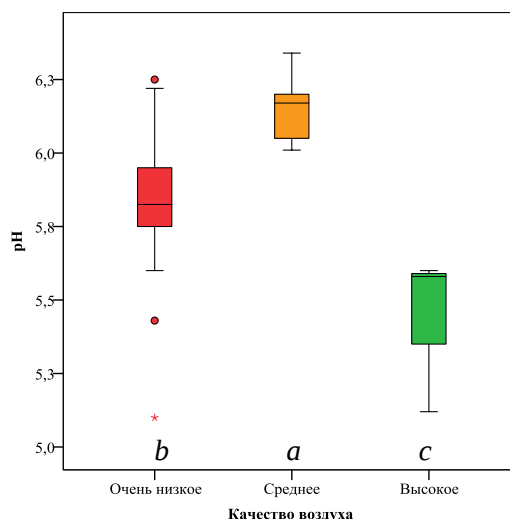


Рисунок 71 – Кислотность коры ясеня обыкновенного на территориях с разным уровнем качества воздуха (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Таким образом, определение химических свойств коры ясеня в зависимости от качества воздуха, показало, что среди всех исследованных параметров достоверно различается кислотность коры. Можно предположить, что более высокое значение pH коры в Калининграде и в окрестностях поселка Гастеллово связано с загрязнением воздуха эвтрофицирующими

соединениями и пылью, повышающими значение pH коры, что было показано при долгосрочном мониторинге кислотности коры в городах Гиссен и Вецлар (Германия) [Kirschbaum, 2016], где наблюдалось постепенное увеличение значения pH коры вследствие снижения кислотного загрязнения атмосферного воздуха, и параллельное увеличение разнообразия эпифитных лишайников.

Также не было установлено достоверных различий (таблица 12), в химических свойствах коры ясеня обыкновенного в зависимости от уровня загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами – уровень загрязнения места произрастания был определен для каждого дерева на основании содержания азота в талломах лишайника *Parmelia sulcata* согласно методике VDI 3957 Blatt 13 [VDI, 2015].

Таблица 12 – Результаты оценки достоверности различий (критерий Краскела-Уоллиса) химических свойств коры ясеня обыкновенного в зависимости от уровня загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами

	Удельная электропроводность, мкСм/см	pH	Содержание, мкг/мг			
			Аммоний	Нитрат	Нитрит	Общий азот
Хи-квадрат	0,472	2,458	3,370	8,581	1,458	4,053
Степени свободы	2	2	2	2	2	2
Уровень значимости (p)	0,790	0,293	0,185	0,014	0,482	0,132

Исключение составляет содержание нитрата в коре деревьев, произрастающих в условиях низкого ($0,081 \pm 0,054$ мкг/мг) и среднего ($0,241 \pm 0,172$ мкг/мг) уровня загрязнения, достоверно различимых на уровне $p < 0,01$. Из-за малой выборки невозможно установить достоверные различия в содержании нитрата в коре деревьев, произрастающих в местах с высоким уровнем загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами (рисунок 72).

Мы провели корреляционный анализ связи физиолого-биохимических параметров лишайника *Parmelia sulcata*, химических показателей коры ясеня обыкновенного и видового разнообразия эпифитной лишайнофлоры, произрастающей на данных деревьях. Результаты представлены в приложении 12. Была установлена высокая положительная статистическая взаимосвязь между удельной электропроводностью экстрактов коры и содержанием аммония ($r_p = 0,679$; $p < 0,01$), нитратов ($r_p = 0,669$; $p < 0,01$) и суммарной массовой концентрацией азотсодержащих веществ в коре ($r_p = 0,736$; $p < 0,01$). Несмотря на это, определение удельной электропроводности экстрактов коры деревьев, как метод оценки состояния среды, не позволил нам провести дифференцировку территории по уровню загрязнения. Как было показано выше, достоверные различия в значениях электропроводности экстрактов коры ясеня на территориях с

разным индексом качества воздуха и уровнем загрязнения эвтрофицирующими веществами не установлены. Вероятно, в условиях кислотного загрязнения, при исследовании коры голосемянных растений, как тест-системы для биоиндикации качества атмосферного воздуха, использование электропроводности коры является более перспективным методом [Härtel, Grill, 1972; Kuang et al., 2006], чем при работе с лиственными деревьями в условиях загрязнения реактивными формами азота [Santamaria, Martín, 1997].

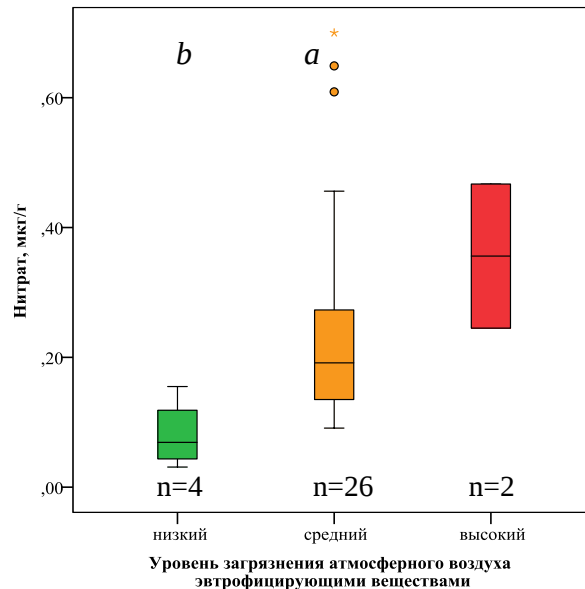


Рисунок 72 – Содержание нитрата в коре ясеня обыкновенного, произрастающего на территориях с различным уровнем загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Присутствует слабая отрицательная статистическая взаимосвязь между значением pH коры и содержанием аммония ($r_p = -0,451$; $p < 0,01$), и суммарной массовой концентрацией общего азота ($r_p = -0,405$; $p < 0,05$). Наличие слабых отрицательных статистических связей между значением pH и содержанием аммония и общего азота подтверждает предположение о смещении кислотности коры под действием эвтрофицирующих соединений. Но, в то же время, нами не установлены достоверные различия концентрации соединений азота в коре ясеня на территориях с разным индексом качества воздуха и уровнем загрязнения воздуха эвтрофицирующими соединениями.

Выявлена слабая положительная статистическая взаимосвязь ($r_p = 0,406$; $p < 0,05$) между содержанием хлорофилла *a* в *Parmelia sulcata* и содержанием нитратов в коре ясеня обыкновенного, в то же время отсутствует значимая корреляция между содержанием азота в лишайнике и массовой концентрацией нитрата в коре, что подтверждается литературными данными: при анализе содержания азота, фосфора, калия в коре деревьев и в слоевищах лишайников, наличие связей в содержании элементов не обнаруживается [Kuziel, 1973; Trotet,

1969]. Выявленная корреляционная связь между содержанием хлорофилла *a* и содержанием нитратов в коре ясеня, по-видимому, носит стохастический характер.

Имеется слабая отрицательная связь между числом референтных видов лишайников, произрастающих на дереве и содержанием нитрата в коре ($r_p = -0,375$; $p < 0,05$), а также слабая положительная связь между числом референтных видов лишайников и длиной окружности ствола дерева ($r_p = 0,423$; $p < 0,05$).

В целом, проведение биоиндикационных исследований с использованием древесной коры как тест-системы – трудоемкий процесс, поскольку интерпретация данных и дифференцировка территории по уровню загрязнения атмосферного воздуха затруднена. Свойства коры деревьев, вероятней всего, имеют видоспецифичный характер и сопряжены с воздействием ряда факторов: возрастом дерева, почвообразующими породами, влажностью биотопа, составом атмосферного воздуха и жизнедеятельностью эпифитных организмов [Науск et al, 2001a, b; Бязров, 2002; Иржигитова и др., 2009; Иржигитова и др., 2013].

4.7. Геоэкологический статус функциональных зон города Калининграда

Нами была проведена группировка мест произрастания форофитов, на стволах которых обследовались лишайники, согласно функциональному использованию городских и фоновых территорий. В городе Калининграде группировка мест произрастания была осуществлена согласно зонированию территории города Калининграда [Генеральный план..., 2016; Карта..., 2018], выделены следующие зоны: жилая (число обследованных форофитов – 101), рекреационная (25) и производственная зона (14). В отдельную категорию рекреационных зон были вынесены городские парки (35): «Центральный парк культуры и отдыха», парк им. Ю. Гагарина, Южный парк, Ялтинский парк, зеленая зона в районе ул. Лейтенанта Яналова. В городе Калининграде деревья, произрастающие у обочин дорог или в непосредственной близости от проезжей части, были объединены в группу – зона улично-дорожной сети (138). Фоновые территории, расположенные в окрестностях города Зеленоградска и Светлогорска, объединены с группой лесопарковая зона (15). Обследованная территория в Славском районе в окрестностях поселка Гастеллово отнесена к сельскохозяйственной зоне (10).

Был проведен анализ содержания хлорофилла *a* и азота в талломах лишайника *Parmelia sulcata*, а также среднего числа нитрофитов (видов-индикаторов эвтрофикации) и референтных лишайников на одном дереве, как наиболее чувствительных, с точки зрения биоиндикации, показателей состояния среды, в разных функциональных зонах.

По результатам анализа было установлено достоверно низкое содержание основного фотосинтетического пигмента ($1,38 \pm 0,41$ мг/г) и азота ($1,25 \pm 0,35$ %) в талломе индикаторного вида лишайника в лесопарковой зоне (рисунок 73), в то же время отсутствуют достоверные различия по содержанию пигмента в сельскохозяйственной зоне ($2,05 \pm 0,45$ мг/г). В городе Калининграде не установлены достоверные различия ($p > 0,05$) по содержанию пигмента и азота в лишайнике в таких функциональных зонах, как реакционная ($3,33 \pm 0,91$ мг/г; $2,31 \pm 0,56$ %), жилая ($3,33 \pm 0,70$ мг/г; $2,49 \pm 0,48$ %), производственная ($3,58 \pm 0,57$ мг/г; $2,62 \pm 0,46$ %) и в зоне улично-дорожной сети ($3,22 \pm 0,76$ мг/г; $2,47 \pm 0,59$ %). В городских парках уровень содержания хлорофилла *a* ($2,83 \pm 0,93$ мг/г) достоверно ниже показателя в производственной зоне, но сопоставим по уровню с остальными городскими зонами. Содержание азота в талломе *Parmelia sulcata* в городских парках ($1,92 \pm 0,45$ %) сопоставимо с таковым в сельскохозяйственной ($1,78 \pm 0,43$ %) и рекреационной ($2,31 \pm 0,56$ %) зонах.

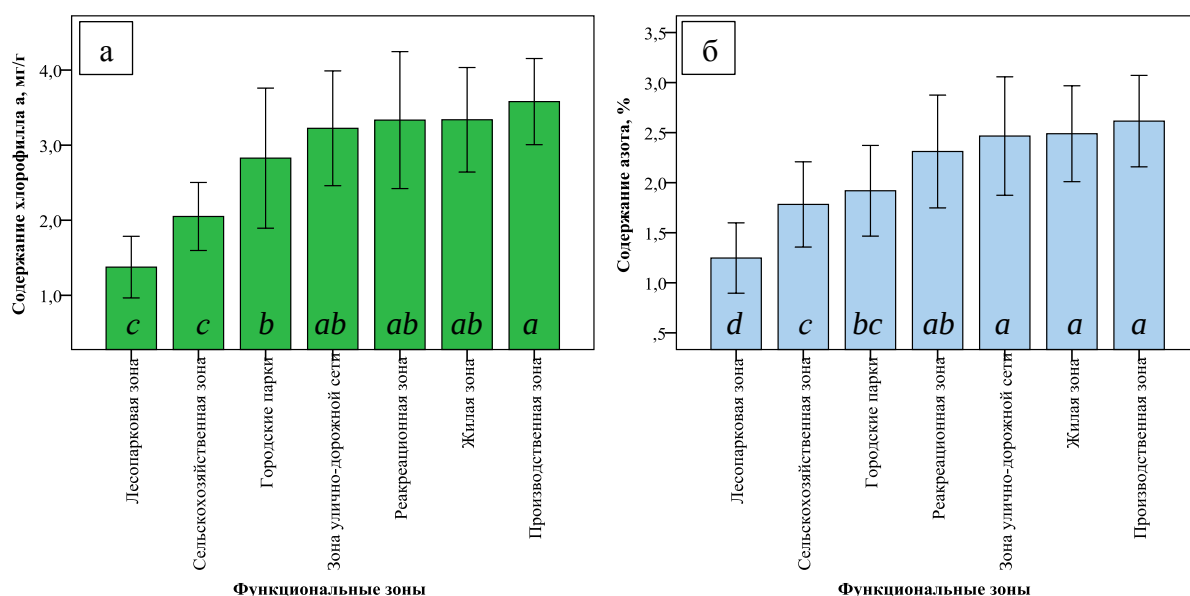


Рисунок 73 – Содержание хлорофилла *a* (а) и азота (б) в талломах лишайника *Parmelia sulcata* в функциональных зонах г. Калининграда и на фоновых территориях (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

В результате анализа уровня загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами по среднему содержанию азота в *Parmelia sulcata* в функциональных зонах, согласно методике VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015], было установлено, что «низкий» уровень загрязнения характерен для лесопарковой зоны, остальные зоны характеризуются уровнем загрязнения «средний». Согласно результатам оценки загрязнения по содержанию хлорофилла *a* в талломе *Parmelia sulcata* (таблица 11), городские парки, лесопарковая и сельскохозяйственная зоны имеют «низкий» уровень загрязнения атмосферного воздуха

эвтрофицирующими веществами, во всех остальных функциональных зонах уровень загрязнения определен как «средний».

Согласно методике VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015], «средний» уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами соответствует среднегодовой концентрации NO_2 на уровне 10-25 мкг/м^3 , что ниже показателей среднегодовых концентраций по диоксиду азота для жилой зоны Калининграда: в 2016 году концентрация была на уровне 41 мкг/м^3 ; в 2015 году – 59 мкг/м^3 [Государственный доклад ..., 2016, 2017]. Возможно, данное несоответствие можно объяснить тем, что лишайники не адсорбируют оксиды азота напрямую, в то же время на них будут оказывать влияние нитраты, аммоний и аммиак.

По итогам анализа было установлено (рисунок 74), что наименьшее среднее число видов-индикаторов эвтрофикации на одном дереве встречается в лесопарковой зоне ($3,3 \pm 2,5$), во всех остальных зонах достоверных различий установить не удалось. Наименьшее среднее число референтных видов установлено в жилой зоне города ($4,0 \pm 2,2$), что статистически неразлично с зоной улично-дорожной сети ($4,4 \pm 2,3$) и производственной зоной ($5,8 \pm 2,7$). Наибольшее число видов обнаружено в лесопарковой и сельскохозяйственной зонах – $10,9 \pm 2,6$ и $11,1 \pm 2,3$ соответственно. В городских парках в среднем на форофитах встречается $8,3 \pm 3,3$ референтных вида, что сопоставимо с числом видов в рекреационной зоне ($6,7 \pm 2,2$).

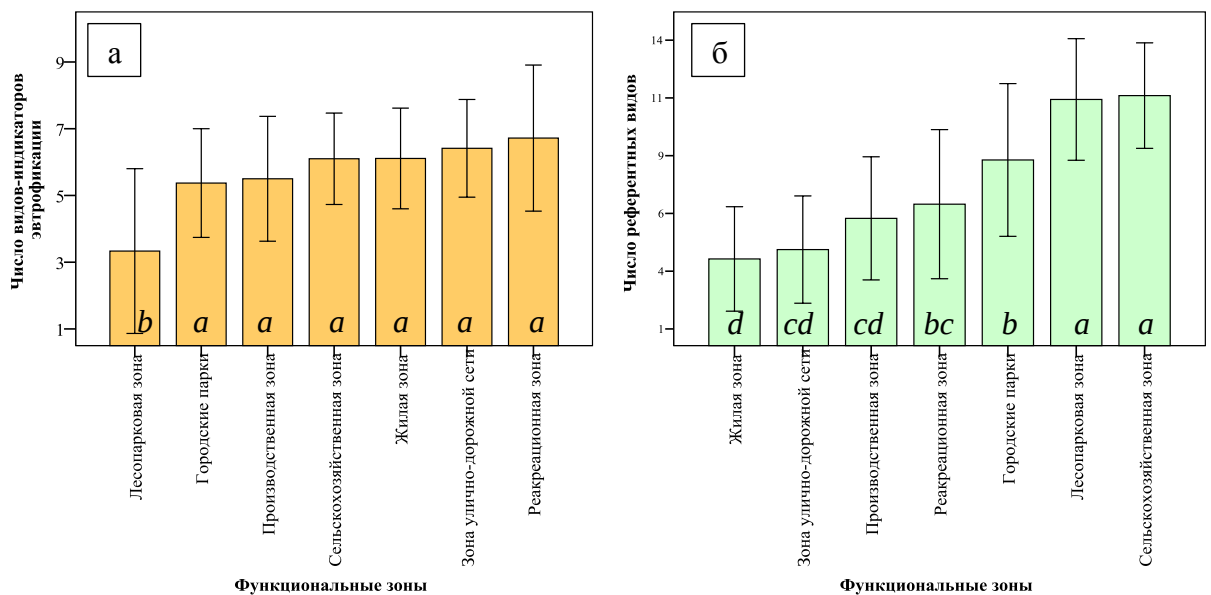


Рисунок 74 – Среднее число видов-индикаторов эвтрофикации (а) и референтных (б) видов лишайников на одном форофите в функциональных зонах г. Калининграда и на фоновых территориях (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Нами был проведен анализ воздействия автотранспортной нагрузки на физиолого-биохимические параметры и видовое разнообразие лишайников. Группировка форофитов, на стволах которых отбирали пробы *Parmelia sulcata* и исследовали видовое разнообразие видов-

индикаторов эвтрофикации и референтных видов, производилась в зависимости от автотранспортной нагрузки. Категоризация проезжих частей по уровню автотранспортной нагрузки была проведена по литературным данным [Воробьева, Скрыпник, 2016; Государственный доклад ..., 2017; Программа..., 2017] и субъективно, без применения соответствующих методик. Форофиты, произрастающие в производственной зоне, ввиду совместного воздействия на изучаемые параметры как выбросов от стационарных источников, так и автотранспорта, не были включены в анализ.

Были выделены следующие категории автотранспортной нагрузки:

отсутствует – в данную категорию отнесены форофиты, произрастающие в лесопарковой зоне на значительном удалении (150 – 350 метров) от источников загрязнения (автотранспорта);

фоновая зона – включены все обследованные деревья, произрастающие в городских парках, а также деревья, произрастающие в жилой и рекреационной зонах на удалении в 50 и более метрах от автомобильных дорог и парковок, но в то же время находящиеся в условиях фонового городского загрязнения воздуха;

парковка – включены деревья, произрастающие вблизи мест организованной и неорганизованной стоянки транспортных средств в жилой, рекреационной, лесопарковой зонах и, непосредственно, в зоне улично-дорожной сети;

низкая – в категорию отнесены деревья, произрастающие в зоне улично-дорожной сети и сельскохозяйственной зоне на расстоянии менее 50 метров от проезжей части улиц: Дмитрия Донского, Ракитная, Мариупольская, Грига, Первомайская, Верхнеозерная, Вернадского, Юбилейная, Омская, Ялтинская, Батальная и др.;

умеренная – включены деревья, произрастающие в зоне улично-дорожной сети на расстоянии менее 50 метров от проезжей части улиц: Генерала Соммера, Брамса, Чайковского, Портовая, Лесная, Космонавта Леонова, Комсомольская, Космонавта Пацаева, Серпуховская, Коммунистическая, Каштановая Аллея, Мамоновское шоссе и др.;

высокая – отнесены деревья, произрастающие в зоне улично-дорожной сети на удалении менее 50 м от проезжей части улиц: Пролетарская, Горького, Юрия Гагарина, Сергеева, Генерала Буткова, 9 Апреля, Гайдара, Фрунзе, Куйбышева, Инженерная, Аллея Смелых, Судостроительная, Кутузова, проспект Гвардейский, Победы и др. Также в данную категорию отнесены обследованные деревья в рекреационных зонах, расположенных вблизи особенно загруженных транспортом улиц: Александра Невского, Коммунистическая, Киевская и Московский проспект.

По результатам анализа было установлено достоверно низкое содержание хлорофилла *a* ($1,17 \pm 0,21$ мг/г) и азота ($1,08 \pm 0,19$ %) в лишайнике *Parmelia sulcata* в условиях отсутствия

автотранспортной нагрузки (рисунок 75). Максимальное содержание основного пигмента ($3,75 \pm 0,74$ мг/г) и азота ($2,90 \pm 0,38$ %) в изучаемом лишайнике выявлено в местообитаниях с высокой автотранспортной нагрузкой. Не установлено достоверных различий в содержании хлорофилла в условиях фонового загрязнения ($2,78 \pm 0,85$ мг/г), низкой ($2,75 \pm 0,64$ мг/г) и умеренной ($3,09 \pm 0,80$ мг/г) автотранспортной нагрузки и вблизи мест стоянки транспортных средств ($3,26 \pm 0,74$ мг/г), где уровень хлорофилла сопоставим с таковым в условиях высокой автотранспортной нагрузки. Содержание азота в фоновых зонах ($1,91 \pm 0,42$ %) достоверно не отличается с таковым в местообитаниях с низкой автотранспортной нагрузкой ($2,08 \pm 0,48$ %). Также отсутствуют различия по содержанию азота в лишайнике *Parmelia sulcata*, произрастающем вблизи мест стоянки транспортных средств ($2,44 \pm 0,52$ %) и в местах с умеренной автотранспортной нагрузкой ($2,27 \pm 0,61$ %).

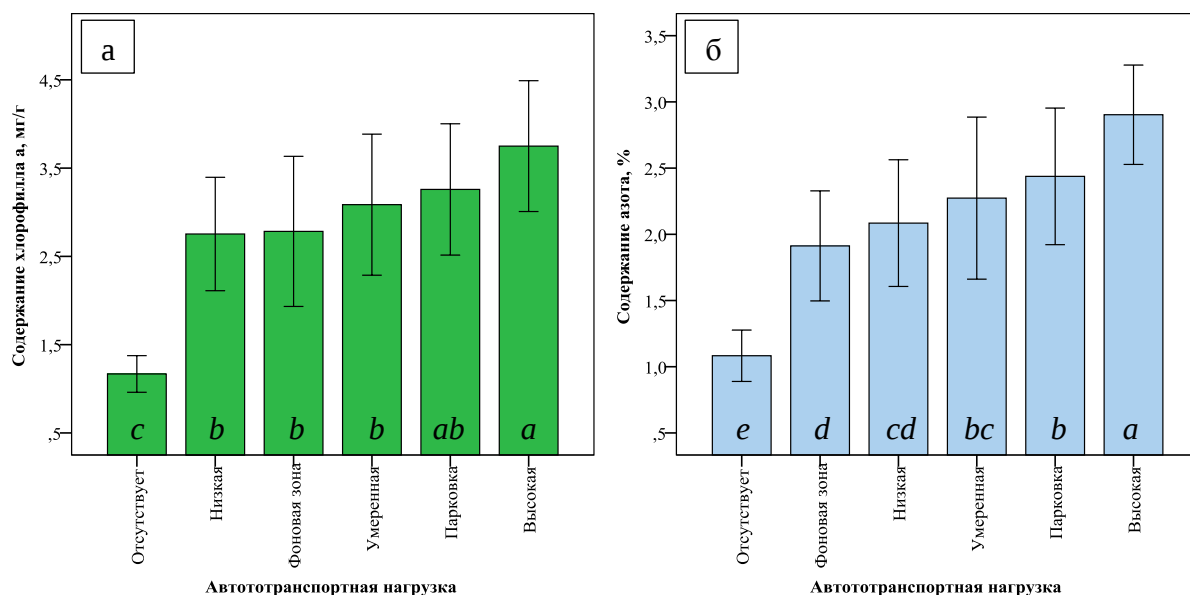


Рисунок 75 – Содержание хлорофилла *a* (а) и азота (б) в талломах лишайника *Parmelia sulcata* в зависимости от уровня автотранспортной нагрузки (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

В целом, на рисунке 75 прослеживается тенденция повышения содержания в талломах *Parmelia sulcata* как хлорофилла *a*, так и азота в ответ на увеличение автотранспортной нагрузки, что говорит о существенном влиянии выбросов автотранспорта, в первую очередь эвтрофицирующих соединений, на физиолого-биохимические показатели лишайников, что в свою очередь будет отражаться на видовом разнообразии лишайников. Так на рисунке 76б видно, что наименьшее среднее число референтных видов обнаружено в условиях высокой ($3,8 \pm 1,9$) и умеренной ($5,1 \pm 1,9$) автотранспортной нагрузки, а также вблизи парковок ($4,6 \pm 3,1$). В условиях низкой автотранспортной нагрузки ($6,0 \pm 3,5$) и в условиях фонового загрязнения ($7,9 \pm 3,3$) отсутствуют достоверные различия по среднему числу референтных видов.

Максимальное число референтных видов – $10,0 \pm 1,4$ обнаружено в условиях отсутствия автотранспортной нагрузки. В свою очередь, среднее число лишайников-индикаторов эвтрофикации на одном дереве в городских условиях не зависит от уровня автотранспортной нагрузки (рисунок 76а), о чем свидетельствует отсутствие достоверных различий в значениях фоновой зоны ($5,8 \pm 1,8$), парковки ($6,1 \pm 1,7$), и в местах с умеренной ($6,2 \pm 1,4$), низкой ($6,3 \pm 1,4$) и высокой ($6,4 \pm 1,7$) автотранспортной нагрузкой.

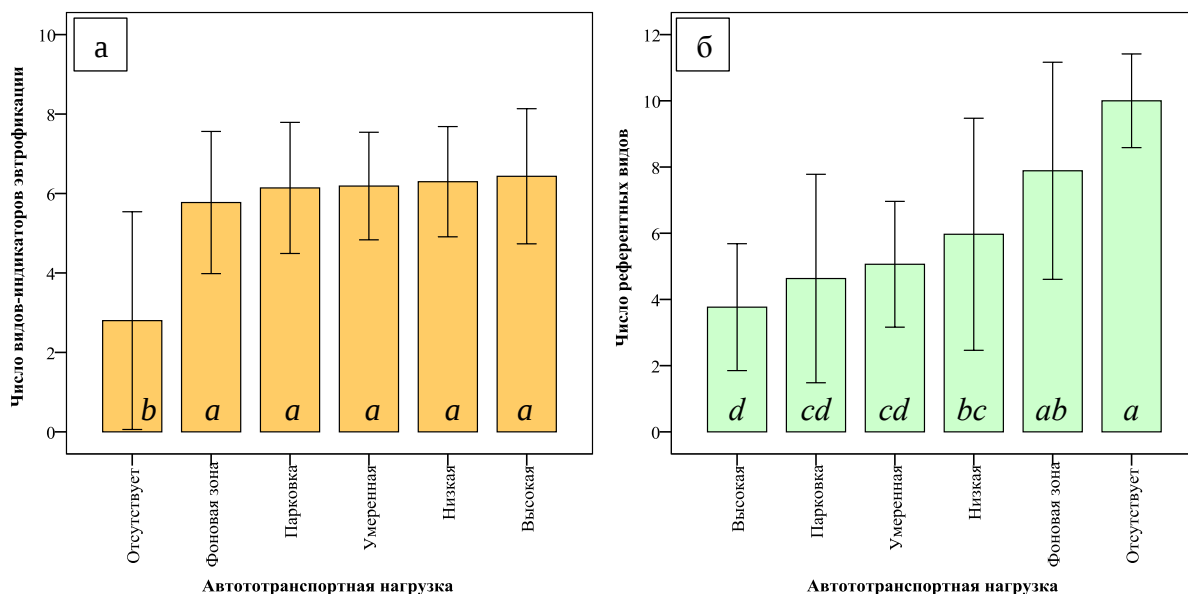


Рисунок 76 – Среднее число видов-индикаторов эвтрофикации (а) и референтных (б) видов лишайников на одном форофите в зависимости от уровня автотранспортной нагрузки (разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$)

Примечательным является тот факт, что содержание хлорофилла *a*, азота в *Parmelia sulcata*, а также среднее число референтных видов лишайников на одном форофите вблизи мест парковки автомобилей сопоставимы с таковыми значениями в условиях высокой автотранспортной нагрузки (приложение 13). Вероятно, это связано с тем, что при низкой скорости движения автомобиля, а также при холостой работе двигателя в атмосферу выбрасывается больше выхлопных газов, в том числе и эвтрофицирующих соединений, чем при равномерной движении на скорости 60 км/ч. Так, значение удельного выброса оксидов азота единичного легкового автомобиля при скорости движения 10 км/ч достигает 0,25 г/км, а на холостом ходу 0,50 г/км, что сопоставимо с выбросами при скорости 90 км/ч и 120 км/ч соответственно [Наумова, Феоктистова, 2004; Марченко, 2015].

При оценке воздействия автотранспортной нагрузки на физиолого-биохимические параметры *Parmelia sulcata* и видовое разнообразие лишайников в функциональных зонах города и на фоновых территориях, установлены существенные различия по уровням содержания азота и хлорофилла *a* в пармелии бороздчатой в зависимости от уровня

автотранспортной нагрузки (приложение 13). В жилой зоне Калининграда вблизи мест стоянки транспортных средств уровень азота достоверно выше ($2,51 \pm 0,48$ %) по сравнению с фоновой зоной ($1,95 \pm 0,04$ %). В рекреационной зоне достоверно выше содержание азота и основного фотосинтетического пигмента в местообитаниях с высоким уровнем автотранспортной нагрузки ($2,81 \pm 0,38$ %; $4,10 \pm 0,78$ мг/г) по сравнению с парковкой ($1,97 \pm 0,35$ %; $2,88 \pm 0,38$ мг/г) и фоновой зоной ($1,85 \pm 0,29$ %; $2,54 \pm 0,44$ мг/г). В зоне улично-дорожной сети установлены достоверные высокие значения в содержании азота в лишайниках, произрастающих в условиях высокой автотранспортной нагрузки ($2,92 \pm 0,37$ %) и вблизи парковок ($2,89 \pm 0,27$ %), по сравнению с условиями низкой ($2,14 \pm 0,47$ %) и умеренной ($2,27 \pm 0,61$ %) нагрузки.

В лесопарковой зоне города Зеленоградска, вблизи мест организованной парковки, нами отмечено достоверное повышение содержания хлорофилла *a* ($1,79 \pm 0,41$ мг/г) и азота ($1,58 \pm 0,38$ %) в *Parmelia sulcata*, по сравнению с местообитаниями, где отсутствует воздействие автотранспорта – $1,08 \pm 0,19$ % и $1,17 \pm 0,21$ мг/г соответственно (приложение 13).

В сельскохозяйственной зоне в окрестностях поселка Гастеллово (рисунок 77а) при обследовании придорожных деревьев, произрастающих на удалении от поселка 250 – 2350 метров, выявлена сильная отрицательная взаимосвязь ($r_s = -0,782$; $p < 0,05$) между содержанием азота в таллومه *Parmelia sulcata* и удаленностью от населенного пункта (рисунок 77б).

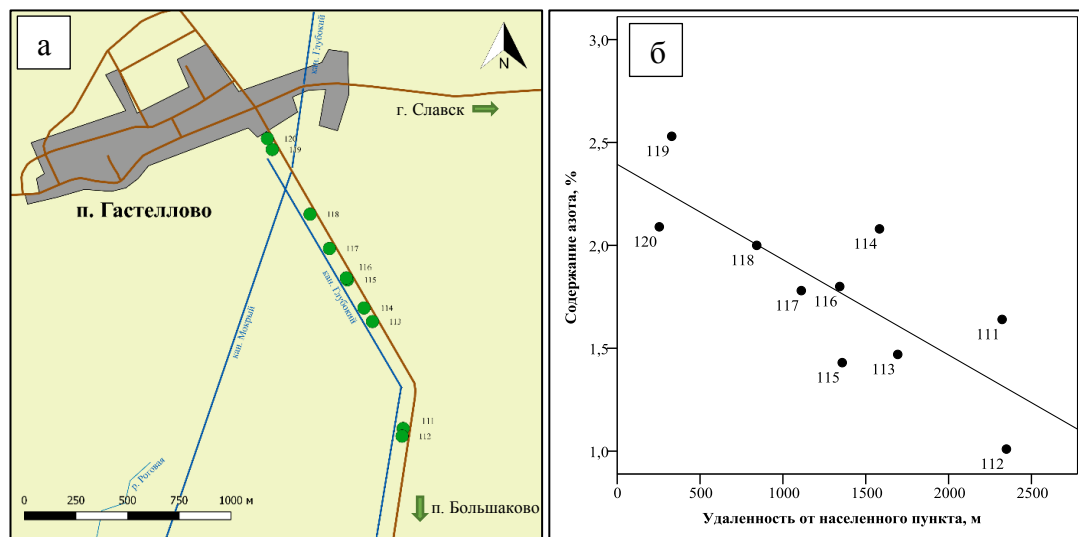


Рисунок 77 – Схема мест расположения обследованных форофитов (порядковые номера 111 - 120) (а) и диаграмма рассеивания в связи с содержанием азота в таллومه *Parmelia sulcata* и удаленностью от населенного пункта (б)

Мы провели корреляционный анализ видового разнообразия лишайников и физиолого-биохимических параметров индикаторного вида *Parmelia sulcata* в зависимости от удаленности от проезжей части дорог (таблица 13). В связи с неоднородностью полученных данных и сочетанием разных факторов, воздействующих на лишайнобиоту, для проведения анализа из

общей выборки мы исключили соответствующие данные, полученные в производственной и сельскохозяйственной зонах, а также вблизи мест парковки автомобилей. По результатам анализа можно сказать, что присутствует слабая отрицательная статистическая взаимосвязь между удаленностью от проезжей части и содержанием основного фотосинтетического пигмента, азота в талломе изучаемого вида лишайника, а также средним числом видов-индикаторов эвтрофикации на форофите. Также выявлена средняя положительная взаимосвязь между числом референтных видов на форофите и удаленностью от проезжей части. Таким образом, при удалении от автомагистрали происходит снижение содержания азота и хлорофилла *a* в талломе лишайников, при этом уменьшается число нитрофитов и возрастает разнообразие референтных видов лишайников, что еще раз подтверждает влияние на лишенобиоту выбросов автотранспортом эвтрофицирующих соединений.

Таблица 13 – Корреляционная матрица зависимости видового разнообразия лишайников и физиолого-биохимических параметров *Parmelia sulcata* от удаленности от проезжей части

Удаленность от проезжей части дорог, м	Число обследованных форофитов	Содержание в талломе <i>Parmelia sulcata</i>		Среднее число видов лишайников на одном форофите	
		азот, %	хлорофилл <i>a</i> , мг/г	виды-индикаторы эвтрофикации	референтные виды
Коэффициент корреляции (r_p)	200	-0,489	-0,413	-0,444	0,596
Уровень значимости (p)		0,001	0,001	0,001	0,001

В целом полученные данные соответствуют результатам оценки воздействия автотранспорта на лишенобиоту, продемонстрированным в ряде исследований [Gombert et al., 2003; Purvis et al., 2005; Frati et al., 2006; Sujetovienė, 2010]. В недавних исследованиях, проведенных в земле Гессен (Германия), при отсутствии или низком влиянии автотранспорта (не более 100 автомобилей в день) концентрация азота в *Parmelia sulcata* была на уровне 1,50 %, при автотранспортной нагрузке в 101 – 5000 автомобилей в день, средняя величина азота была 2,19 %, при нагрузке в 15 – 30 тыс. автомобилей в день, среднее содержание азота составляло 3,03 %. Содержание хлорофилла *a* в *Parmelia sulcata* также увеличивалось с возрастанием автотранспортной нагрузки [Windisch et al., 2016]. Исследование в Саксонии (Германия) показало содержание азота от 1,27 % до 3,88 %, причем максимальное значение было обнаружено в образцах лишайников, произрастающих вблизи дороги с самой высокой автотранспортной нагрузкой – 45 тыс. автомобилей в день, в городе Хемниц [Nadler, Stetzka, 2014]. В Дюссельдорфе (Германия) при интенсивности движения в 50 тыс. автомобилей за 16

часов, максимальная средняя концентрация азота в таллومه *Parmelia sulcata*, произрастающей в районе воздействия выбросов была на уровне $2,73 \pm 0,17$ %, при интенсивности движения более 60 тыс. автомобилей содержание азота достигало $4,10 \pm 0,16$ % [Franzen-Reuter, 2004]. В исследовании, проведенном в Лондоне (Великобритания), было показано воздействие на рост лишайников выбросов выхлопных газов автотранспорта (взвешенные частицы и оксиды азота) [Purvis et al., 2003]. Авторы приходят к выводу, что азот, связанный с выбросами автотранспорта, оказывает влияние на состав лишайниковых комплексов, сопоставимое с сельским хозяйством, где, например, вблизи животноводческой фермы содержание аммиака в воздухе может достигать концентрации $22,9 \text{ мкг/м}^3$ [Meckel et al., 2018].

На основании вышесказанного можно заключить, что на территории города Калининграда физиолого-биохимические параметры *Parmelia sulcata* и видовое разнообразие эпифитных лишайников тесно связаны с воздействием автомобильного транспорта. Что также определяет геоэкологический статус загрязнения атмосферного воздуха в функциональных зонах города, где, в подавляющем большинстве зон, уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами может быть охарактеризован как «средний». Полученные результаты согласуются с официальными данными [Государственный доклад ..., 2017], согласно которым одним из основных источников выбросов загрязняющих веществ в атмосферный воздух города Калининграда считается автотранспорт.

ВЫВОДЫ

1. В составе современной лишенофлоры города Калининграда насчитывается 68 эпифитных видов, систематическая структура которых отражает как географическое положение территории, с сохранением черт естественных лишенофлор, так и свидетельствует об антропогенной трансформации: в городских условиях преобладают листоватые, неморально-бореальные лишайники с участием мультирегиональных видов, обладающие низкой специфичностью.

2. В городской лишенофлоре преобладают виды лишайников, относящиеся к неморальному географическому элементу (31 вид, 45,6 %), в меньшей степени представлены бореальный (24 вида, 35,3 %) и мультизональный (13 видов, 19,1 %) элементы. На фоновых территориях наблюдается доминирование лишайников неморальной флоры (24 вида, 55,9 %).

3. В Калининграде и на фоновых территориях впервые обнаружены три новых для региона вида лишайников – *Punctelia jeckeri*, *Punctelia subrudecta* и *Xanthomendoza fulva*, выявлены местообитания листоватого лишайника *Flavoparmelia caperata*, считавшегося исчезнувшим.

4. По результатам лишеноиндикационного картирования с применением методики VDI 3957 Blatt 13 было установлено, что большая часть г. Калининграда – 62 % имеет очень низкое качество воздуха, квадраты с низким и средним качеством воздуха занимают соответственно 20 % и 13 % обследованной территории, наименьшую долю (5 %) составляют зоны с высоким качеством атмосферного воздуха, покрывающие территории городских парков.

5. Оценка загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами, согласно методике VDI 3957 Blatt 18, показала, что большая часть городской территории (90 %) характеризуется средним уровнем загрязнения эвтрофицирующими веществами, квадраты с низким и высоким уровнем загрязнения занимают 5 %. На основании рассчитанных контрольных значений содержания хлорофилла *a* в *Parmelia sulcata* показано, что большая часть городской территории (82 %) имеет средний уровень загрязнения эвтрофицирующими веществами, два квадрата имеют низкий уровень загрязнения и в пяти квадратах (13 %) он оценен как «высокий».

6. Анализ химических свойств коры деревьев-форофитов центральной части города Калининграда выявил видоспецифичный характер химического состава: кислотности и удельной электропроводности, содержания аммония, нитрата и суммарной массовой концентрации азотсодержащих веществ. Установлено снижение кислотности коры ясеня обыкновенного в условиях очень низкого качества воздуха.

7. Геоэкологический статус функциональных зон Калининграда, согласно методике VDI 3957 Blatt 18, характеризуется средним уровнем загрязнения эвтрофицирующими соединениями; согласно результатам оценки загрязнения по содержанию хлорофилла *a* в таллومه *Parmelia sulcata* – городские парки имеют низкий уровень загрязнения, во всех остальных зонах уровень загрязнения определен как «средний».

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

На основе полученных нами данных по лишеноиндикационной оценке качества атмосферного воздуха, особого внимания заслуживает сложившаяся геоэкологическая обстановка в городе Калининграде, для улучшения которой необходимо реализовать комплекс мероприятий, таких как:

- модернизировать транспортную схему города;
- при ремонте, реконструкции и строительстве автодорог проводить мероприятия по озеленению территорий для улавливания выбросов автотранспорта – осуществлять высадку не только древесной растительности, но и разнотравья;
- увеличить долю троллейбусов, создать и восстановить маршруты трамваев;
- обновить городской автобусный парк, включив в него автобусы с электро- или гибридными двигателями;
- проводить политику экологического просвещения населения, акцентируя необходимость перехода на электро- и велотранспорт;
- организовать выделенные безопасные полосы для движения велотранспорта;
- проводить политику стимулирования населения на отказ от использования личного автотранспорта для передвижения по городу и/или на переход на использование автомобилей с электродвигателем;
- ввести запрет на парковку автомобилей в придомовых территориях, с одновременной организацией муниципальных паркингов для автовладельцев;
- ввести запрет на реализацию мероприятий по вырубке зеленых насаждений и застройке территорий, относящихся к рекреационным зонам Калининграда. Особого внимания заслуживает территория «Центрального парка культуры и отдыха», являющаяся рефугиумом для большого числа эпифитных лишайников, а также местом обитания *Flavoparmelia caperata*, ранее считавшимся исчезнувшим в Калининградской области.

Реализация соответствующих мер позволит кардинально улучшить состояние атмосферного воздуха в Калининграде и в функциональных зонах города.

Полученные данные лишеноиндикационного картирования могут являться основой при разработке программы долговременного геоэкологического мониторинга качества атмосферного воздуха Калининграда. Результаты могут быть использованы Министерством природных ресурсов и экологии Калининградской области при подготовке ежегодного государственного доклада об экологической обстановке в регионе.

Мы предлагаем для включения в новое издание Красной книги Калининградской области три вида лишайника *Punctelia jeckeri*, *Punctelia subrudecta* и *Flavoparmelia caperata* с охранным статусом «редкий» и один вид – *Xanthomendoza fulva* «неопределенный по статусу». Состояние популяций всех видов в регионе в настоящий момент изучено недостаточно, в связи с этим необходим контроль состояния известных популяций и поиск новых мест произрастания на территории Калининградской области, а также защита от угрозы уничтожения местообитаний, ухудшения качества атмосферного воздуха и изменения микроклиматических параметров местообитаний.

Для проведения биоиндикационных исследований мы предлагаем методику оценки загрязнения атмосферного воздуха эвтрофицирующими веществами, где в качестве тест-системы выступает содержание хлорофилла *a* в лишайнике *Parmelia sulcata*. Полученные контрольные значения содержания пигмента для оценки уровня загрязнения воздуха эвтрофицирующими веществами являются предварительными и могут быть применены только в сходных природно-климатических и экологических условиях. Отбор проб *Parmelia sulcata* должен осуществляться со стволов деревьев, удовлетворяющих следующим критериям [VDI, 2005]: отдельно стоящие, пряморастущие деревья (наклон не должен превышать 10° от вертикали), на ствол которых поступает солнечный свет; расстояние между деревьями в посадках не менее 15 м; деревья должны быть здоровыми, без следов известкования и удаления коры. Для предотвращения сезонных колебаний в содержании хлорофилла, сбор образцов должен осуществляться в ограниченный промежуток времени (например, в летние месяцы), характеризующийся постоянством действия таких экологических факторов, как влажность воздуха, температура и количество света. Непосредственный отбор проб *Parmelia sulcata* должен соответствовать требованиям методики VDI 3957 Blatt 18 [VDI, 2015]. Для анализа с использованием пинцета собирают здоровые (без признаков некроза) краевые лопасти длиной около 5 мм, которые помещают в бумажные конверты, при этом, по возможности, сбор краевых лопастей производился с максимального числа талломов со всех сторон света на высоте от 50 до 200 см от земли. В лабораторных условиях собранный материал необходимо очистить от остатков коры, мхов и других видов лишайников. После материал должен высохнуть в течение суток при комнатной температуре. Экстракция и расчет содержания пигментов (мг/г воздушно-сухого веса) необходимо осуществить по методике Барнеса [Barnes et al., 1992] с использованием в качестве растворителя 99 % раствор диметилсульфоксида (ДМСО). Оценку уровня загрязнения воздуха эвтрофицирующими веществами обследуемого участка произвести по среднему содержанию хлорофилла *a*, в пробах *Parmelia sulcata*: уровень загрязнения «низкий» - содержание пигмента менее 2,1 мг/г; уровень «средний» – содержание находится в пределах от 2,1 до 3,9 мг/г; уровень «высокий» – более 3,9 мг/г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев Ф. Е. и др. Схема охраны природы Калининградской области / под ред. Ю.А. Цыбина. Калининград, 2004. 136 с.
2. Андреев М.П. Дополнение к лишенофлоре Калининградской области России: лишайники каменистых субстратов // Нов. сист. низш. раст., 2002. вып. 36. С. 68-78.
3. Андросова В. И., Марковская Е. Ф., Семенова Е. В. Фотосинтетические пигменты лишайников рода *Cladonia* скальных лесных сообществ горы Оловгора (Архангельская область) // Успехи современного естествознания. 2015. №. 2. С. 120-125.
4. Анциферова О. А., Мурачева Л. С. К характеристике почв городских парков Калининграда // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта, 2009. Вып. 7. С. 83-90.
5. Ахмедова Н. Р., Великанов Н. Л., Корягин С. И. Оценка состояния атмосферного воздуха в Калининградской области // Техничко-технологические проблемы сервиса, 2015. №. 1 (31). С. 26-30.
6. Багманян И.А., Мямин В.Е., Гигиняк Ю.Г., Бородин О.И., Курченко В.П. Возможная роль меланинов в адаптации лишайников к экстремальным факторам Антарктиды // Труды Белорусского государственного университета, 2014. Т. 9 (2). С. 82-89.
7. База биоразнообразия - *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog // Информационно-аналитическая система «Особо охраняемые природные территории России», 2017. URL: <http://oort.aari.ru/bio/24520> (дата обращения: 24.02.2018).
8. Байбаков Э.И. Оценка экологического состояния урбанизированных территорий с помощью методов лишеноиндикации (на примере Казани): Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). Ижевск, 2003. 20 с.
9. Балясников И.А., Рудакова Т.А., Анищенко Л.Н. Биоиндикационные основы экоконтроля состояния сред обитания при утилизации химического оружия с применением лишенобиоты // Теоретическая и прикладная экология, 2015. №. 3. С. 81-87.
10. Барина Г. М., Кохановская М. И. Проявления изменчивости климата в динамике сезонного развития растений в Юго-Восточной Прибалтике // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки, 2015. №. 1. С. 8-18.
11. Барина Г.М., Краснов Е.В., Ушакова Л.О. Геоэкологические особенности состояния атмосферного воздуха и здоровье городского населения в условиях Калининграда // Материалы Международной научной конференции, посвященной 190-летию со дня рождения

П.П. Семенова-Тян-Шанского. VI Семеновские чтения: наследие П.П. Семенова-Тян-Шанского и современная наука. Липецк, 2017. С. 82-85.

12. Барина Г.М., Румянцев М.Г., Романчук А.Ю. Динамика и тенденции онкологической заболеваемости населения Северо-Западного федерального округа Российской Федерации // Проблемы региональной экологии, 2016. №3. С. 105-111.

13. Бедарева О.М., Бедарев В.С., Калинина Е.А., Мурачева Л.С., Троян Т.Н., Матюха А.В., Пашкова В.В. Устойчивость древесных насаждений в условиях транзитных зон города Калининграда // Известия КГТУ, 2016. №. 40. С. 121-131.

14. Бедарева О.М., Мурачева Л.С. Сравнительная характеристика флористического биоразнообразия лесных и парковых экосистем Калининградской области // Актуальные проблемы лесного комплекса, 2010. №. 25. С. 138-140.

15. Белый П.Н. Созологический анализ лишенобиоты еловых лесов Беларуси // Веснік Магілеўскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя АА Куляшова. Серыя В. Прыродазнаўчыя навукі: матэматыка, фізіка, біялогія, 2016. №. 2. С. 72-83.

16. Белюченко И.С., Смагин А.В., Волошина Г.В. Основы экологического мониторинга: практическое пособие // Краснодар: КубГАУ, 2012. 252 с.

17. Биоразнообразие Калининградской области. Ч. 1: Грибы, лишайники, плауны, хвощи и папоротники Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова, И. Ю. Губаревой. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2007. 191 с.

18. Богданова С.В., Дедков В.П. Флористический анализ семейств *Asteraceae* Dumort, *Caryophyllaceae* Juss, *Chenopodiaceae* Vent в Калининграде // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта, 2006. №. 7. С. 65-68.

19. Борисов А. А. Климатические особенности Калининградской области // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва, 1972. Т. 104. №. 2. С. 102-108.

20. Борисов А.А., Барина Г.М. Климат и микроклимат Калининградской области и их практическое использование // В сб.: Изученность природных ресурсов Калининградской области. Записки Калининградского отдела Географ. об-ва.- Вып. I.- Л.: Географ. об-во, 1972.- С. 43-53.

21. Бровко О.С., Паламарчук И.А., Слобода А.А., Бойцова Т.А., Гагушкина А.А., Вальчук Н.А. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав лишайников рода *Cladonia* Евроарктического региона // Успехи современного естествознания, 2016. №. 8-0. С. 20-24.

22. Бязров Л. Г. Лишайники индикаторы радиоактивного загрязнения. М.: изд-во КМК, 2005. 476 с.

23. Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. Москва, 2009. 146 с.
24. Бязров Л. Г., Толпашева Т. Ю. Лишайники // Красная книга Московской области / Отв. ред.: Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 729-770.
25. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. - М.: Научный мир, 2002. С. 200-237.
26. Вершинина С.Э., Лиштва А.В., Макрый Т.В. Лишайники // Красная книга Иркутской области, 2010. С. 37-88.
27. Волкова И. И. Донные комплексы Юго-Восточной Балтики и пути их рационального освоения : автореферат дис. ... канд. геогр. наук: 11.00.11.Калининград, 1995. 27 с.
28. Воробьева И. Д., Скрипник Л. Н. Применение геоинформационных систем для оценки уровня загрязнения атмосферного воздуха выбросами автотранспорта в городе Калининграде // Научные исследования: от теории к практике, 2016. № 2-2 (8). С. 71-73.
29. Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1: учеб. пособие / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2006. 107 с.
30. Гайдыш И.С., Тарасова В.Н., Марковская Е.Ф. Лихеноиндикация состояния воздушной среды г. Костомукши (Республика Карелия) // Фундаментальные исследования, 2013. №. 10. С. 2212-2218.
31. Галанин А.В., Щекина В.В. Структура покрова лишайников г. Благовещенска и его окрестностей в связи с загрязнением среды обитания // Комаров. чтения, 2004. №. 50. С. 60-121.
32. Генеральный план городского округа «Город Калининград». Положение о территориальном планировании. ООО «НПО «ЮРГЦ». Ростов-на-Дону, 2016. 257 с.
33. Головки Т.К., Дымова О.Б., Табаленкова Г.Н., Пыстина Т.Н.. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры // Теоретическая и прикладная экология, 2015. №. 4. С. 38-44.
34. Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
35. Голубкова Н.С. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. Л.: Наука, 1966. 256 с.
36. Горбач Н. В. Лишайники Белоруссии. Определитель. Минск, 1973. 368 с.
37. ГОСТ 33045-2014. Вода. Методы определения азотсодержащих веществ. М.: Стандартинформ, 2015. 19 с.

38. Государственный доклад об экологической обстановке в Калининградской области в 2016 году // Правительство калининградской области: Служба по экологическому контролю и надзору Калининградской области. 2017. URL: <http://minprirody.gov39.ru/docs/927/> [дата обращения: 09.01.2018 г.]
39. Государственный доклад об экологической обстановке в Калининградской области в 2015 году // Правительство калининградской области: Служба по экологическому контролю и надзору Калининградской области. 2016. URL: <http://minprirody.gov39.ru/docs/400/> [дата обращения: 09.01.2018 г.]
40. Гудовичева А.В. Флавопармелия козлияная // Красная книга Тульской области: растения, грибы / Администрация Тульской области; Департамент Тульской области по экологии и природным ресурсам; под ред. А. В. Щербакова. Тула, 2010. С. 272.
41. Давыдов Е.А. Лишайники, нуждающиеся в охране в Алтайском крае // Труды Тигирекского заповедника, 2005. №. 1. С. 182-186.
42. Дедков В. П. Растительность // Калининградская область: Очерки природы. Калининград: Янтарный сказ, 1999. С. 139-148.
43. Дедков В. П., Андреев М. П., Петренко Д. Е. Аннотированный список лишайников Калининградской области // Биоразнообразие Калининградской области: Ч. 1.: Грибы, лишайники, плауны, хвощи и папоротники Калининградской области: Под. Ред. В.П. Дедкова, И.Ю. Губаревой. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2007. С. 95-159.
44. Дедков В. П., Федоров Г. М. Пространственное, территориальное и ландшафтное планирование в Калининградской области. Российский государственный университет им. Иммануила Канта, 2006. 185 с.
45. Дедков В.П., Андреев М.П., Петренко Д.Е. Аннотированный список лишайников Калининградской области // Биоразнообразие Калининградской области: Ч. 1.: Грибы, лишайники, плауны, хвощи и папоротники Калининградской области: Под. Ред. В.П. Дедкова, И.Ю. Губаревой. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2007. С. 95-159.
46. Дунаева Т.А. Лишайники Пензенской области и возможности их применения в мониторинге природных сред: автореферат дис.... канд. биол. наук.: 03.02.08. Пенза, 2012. 22 с.
47. Ерофеева И.А., Сергеева И.В., Тихомирова Е.И. Особенности распространения лишайников на территории города Саратова // Современные проблемы науки и образования, 2015. №. 6. С. 652-652.
48. Завалишин А.А., Надеждин Б.В. Почвенный покров Калининградской области //Почвы Калининградской области. М., 1961. С. 5-130.
49. Закутнова В.И. Мониторинг лишайников городов дельты Волги // Вестник Оренбургского государственного университета, 2004. №. 10. С. 107-109.

50. Зеленская Т.Г., Еременко Р.С., Степаненко Е.Е. Изучение антропогенной нагрузки промышленного района города Ставрополя методом лишеноиндикации // Успехи современного естествознания, 2012. № 2. С. 20-21.
51. Зотов С. И., Воропаев Р. С. Геоэкологический анализ воздействия метеорологических факторов на леса Калининградской области // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки, 2015. №. 1. С. 43-49.
52. Инсаров Г. Э., Мучник Е. Э. Лишайники в условиях загрязнения воздуха в Москве // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 2007. Т. 21. С. 404-434.
53. Инсаров Г. Э., Мучник Е. Э., Инсарова И. Д. Эпифитные лишайники в условиях загрязнения атмосферы Москвы: методология долговременного мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 2010. Т. 23. С. 276-295.
54. Иржигитова Д. М., Каратаева Е. И., Корчиков Е. С. Кислотность коры основных лесообразующих пород Красносамарского лесного массива и Жигулёвского госзаповедника им. ИИ Спрыгина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2009. Т. 18. №. 3. С. 153-160.
55. Иржигитова Д. М., Корчиков Е. С. Некоторые химические особенности коры деревьев как субстрата для развития лишайников (на примере Красносамарского лесного массива) // Вестник Самарского государственного университета, 2011. №. 86 (5). С. 144-152.
56. Иржигитова Д.М., Мошкова М.А., Петрова Е.А., Корчиков Е.С. Кора деревьев и кустарников как субстрат для эпифитных лишайников в степной зоне (на примере Самарской области) // Вестник СамГУ-Естественнонаучная серия, 2013. № 9/1(110). С. 151-157.
57. Исмаилов А. Б., Урбанавичюс Г. П. Лихенофлора Гунибского плато. Махачакала, 2014. 270 с.
58. Исмаилов А. Б., Урбанавичюс Г. П. Эпифитные лишайники Гунибского плато (внутригорный Дагестан) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2013. Т. 15. №. 3. С. 69-77.
59. Истомина Н. Б., Лихачева О. В. Лишайники // Красная книга Псковской области. Псков, 2014. С. 275-306.
60. Калинина Е.А., Бедарева О.М., Мурачева Л.С. Оценка виталитета древесных насаждений Калининграда // Международная научная конференция и школа молодых ученых «Физиология растений теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий» (Россия, Калининград, 2014): материалы: в 2-х ч. / под ред. Е.С. Роньжиной. Калининград: Аксиос, 2014. Ч. II. С. 211-212.

61. Калининградская область. Природные условия и ресурсы: рациональное использование и охрана : монография / под ред. Г. М. Федорова.-Калининград : Изд-во БФУ им. И. Канта, 2016. 224 с.
62. Карта функциональных зон (по состоянию на 29.06.2018). Генеральный план городского округа «Город Калининград» // Официальный сайт администрации городского округа «Город Калининград». 2018. URL: http://www.klgd.ru/construction/gr_documents/fz.jpg (дата обращения: 28.07.2018).
63. Катаускайте Л. А. Флавопармелия морщинистая // Красная книга Тверской области. Тверь, 2013. С. 156.
64. Конвенция о трансграничном загрязнении воздуха на большие расстояния. Женева, 13 ноября 1979 г. // Конвенции и соглашения. Организация объединенных наций. 1979. URL: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/transboundary.shtml (дата обращения: 09.08.2018).
65. Конорева Л.А. Лишайники Юго-запада Среднерусской возвышенности: разнообразие, распространение и экология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24. Санкт-Петербург, 2008. 24 с.
66. Конспект сосудистых растений Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова. Калининград: Изд-во КГУ, 1999. 106 с.
67. Котлов Ю. В. Флавопармелия козлиная // Красная книга природы Ленинградской области. Том 2. Растения и грибы / Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб.. ЛИО НПО «Мир и Семья», 2000. С. 460-461.
68. Котлов Ю. В. Флавопармелия козлиная // Красная книга природы Санкт-Петербурга / Отв. ред. Г.А. Носков. С.-Пб., АНО НПО «Профессионал», 2004. С. 362.
69. Красная книга Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова, Г. В. Гришанова. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2010.- 332 с.
70. Красная книга Республики Беларусь: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений // М-во природных ресурсов и охраны окружающей среды, НАН Беларуси; редкол.: И. М. Качановский. Минск: БелЭн. 2015. 448 с.
71. Криворотов С.Б., Затеева М.В. К изучению эпифитной лишенофлоры города Кропоткина // Фундаментальные исследования, 2005. № 10. С. 80-81.
72. Криворотов С.Б., Звержановский М.И. Спектр жизненных форм эпифитных лишайников города Краснодара // Современные наукоемкие технологии, 2006. №. 5. С. 60.
73. Крючкова О.Е. Эпифитная лишенофлора города в связи с кислотностью коры деревьев и загрязнением воздушной среды (на примере г. Красноярск): Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16, 03.00.05). Красноярск, 2006. 23 с.

74. Литвин В. М., Ельцина Г. Н., Дедков В. П. Калининградская область. Природные ресурсы // Калининград: Янтарный сказ, 1999. 189 с.
75. Лиштва А. В. Лихенология // Иркутск: Изд-во Иркут. гос. Ун-та, 2007. 121 с.
76. Лиштва А. В., Вершинина С. Э. Эпифитные лишайники городов иркутской агломерации и их биоиндикационная роль // Вестник ИрГСХА, 2011. Т. 7. №. 44. С. 83-88.
77. Ляшенко О. А. Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды: учебное пособие / СПб ГТУРП. СПб., 2012. 67 с.
78. Макаревич М.Ф. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ: Вид-во АН УРСР, 1963. 265 с.
79. Малышева Н.В. Лихенофлора города Павловска // Ботанический журнал, 2013. Т. 98. №. 12. С. 1505-1514.
80. Малышева Н.В. Лишайники городов Европейской России: Автореф. дисс. ... д-ра биол. Наук (03.00.05; 03.00.24). Санкт-Петербург, 2005а. 39 с.
81. Малышева Н.В. Лишайники окрестностей Санкт-Петербурга. 7. Лишайники Зеленогорска // Новости систематики низших растений, 2005b. Т. 39. С. 244-251.
82. Малышева Н.В. Лишайники окрестностей Санкт-Петербурга: 6. Современное состояние и изменение флоры лишайников Дудергофских высот за период 1799-2003 годы // Новости систематики низших растений, 2005с. Т. 38. С. 226-236.
83. Малышева Н.В. Лишайники Санкт-Петербурга // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2003. Серия 3. Т. 79. 100 с.
84. Малышева Н.В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ // Ботанический журнал, 1996. Т.81. № 6. С. 23-30.
85. Малышева Н.В., Шмидт В.М., Голубкова Н.С. Лишайники Татарии II. Экологическое распределение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распределении лишайников // Вестник Ленинградского государственного университета. Биология, 1980. №. 15. С. 45-55.
86. Марченко В.С. Методика оценки чрезвычайного локального загрязнения оксидами азота приземной воздушной среды вблизи автодорог: дис. ... канд. тех. наук: 05.26.02. Санкт-Петербург, 2015. 166 с.
87. Матвеева Е. П. Ботанико-кормовое районирование Калининградской области // Тр. Ботанического ин-та Академии наук СССР. Сер. 1956. Т. 3. С. 7-29.
88. Мацкова С. В. Адвентивный компонент флоры города Калининграда // Живые и биокосные системы, 2014. №. 7. С. 14-14.

89. Мацкова С. В., Дедков В. П. Синантропная флора газонов г. Калининграда (на примере зеленой зоны Московского проспекта) // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта, 2008. №. 1. С. 69-70.
90. Мейсурова А. Ф. Биомониторинг атмосферного загрязнения с использованием ИК спектрального анализа индикаторных видов лишайников (на примере Тверской области): дисс.... д-ра биол. наук: 03.02.08. Тверь, 2014. 253 с.
91. Меркурьева Е. Ю. Геоэкологическая оценка состояния воздушного бассейна урбанизированных территорий Липецкой области методом лишеноиндикации: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук (25.00.36). Воронеж, 2011. 23 с.
92. Мещанинова Т. В., Фещенко Ю. В. К вопросу о флоре листостебельных мхов Калининградской области // Молодежный научный форум: естественные и медицинские науки, 2017. №. 4. С. 12-21.
93. Миннуллина Г.Р. Совершенствование методов лишеноиндикации для оценки качества атмосферного воздуха урбанизированной территории: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). Уфа, 2006. 22 с.
94. Моклячук Л.И., Лукин С.М., Козлова Н.П., Марткоплишвили М.М. Загрязнение окружающей среды химически активным азотом из сельскохозяйственных источников: проблема и пути решения // Агроекологічний журнал. 2014. №1. С. 13-20.
95. Мурачева Л. С. Оценка состояния парковых экосистем урбанизированных территорий Калининградской области (на примере Макс Ашманн-парка) // Экология России: на пути к инновациям, 2015. №. 11. С. 78-82.
96. Мурачева Л. С. Флористическое разнообразие как фактор устойчивого развития парковых экосистем // Актуальные проблемы лесного комплекса, 2013. №. 35. С. 119-120.
97. Мучник Е. А., Конорева Л. А. Лишайники // Красная книга Рязанской области / Отв. ред. В.П. Иванчев, М.В. Казакова. Рязань, 2011. С. 575-606.
98. Мучник Е. Э. Жизненные формы лишайников: взгляды, системы, эволюция // Материалы VII всероссийской микологической школы-конференции с международным участием «Биотические связи грибов: мосты между царствами». Сборник докладов и тезисов, 2015. С. 173-186.
99. Мучник Е. Э., Инсарова И. Д., Казакова М. В. Учебный определитель лишайников Средней России: учебно-методическое пособие // Изд-во РГУ имени С.А. Есенина. Рязань, 2011. 360 с.
100. Мучник Е.Э. Лихенофлора Центрального Черноземья: Таксономический и эколого-географический анализы, вопросы охраны: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук (03.00.05; 03.00.16). Воронеж. 2003. 40 с.

101. Мучник С.Э. Лишайники города Воронежа // Ботанический журнал, 2004. Т. 89. № 4. С. 614-624.
102. Напреенко М.Г. Флора и растительность верховых болот Калининградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: Изд-во КГУ, 2002. 24 с.
103. Наумов В. А. Результаты статистического анализа региональных гидрологических и климатических рядов // Вестник науки и образования Северо-Запада России, 2016. Т. 2. №. 3. С. 46-56.
104. Наумова Т.В., Феоктистова О.Г. Пособие к выполнению лабораторной работы «Магистраль» по дисциплине «Экология». М.: МГТУ ГА, 2004. 30 с.
105. Нотов А. А., Гимельбрант Д. Е., Урбанавичюс Г. П. Аннотированный список лишенофлоры Тверской области. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2011. 124 с.
106. Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2016 год // Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Росгидромет. 2017 г. URL: <http://downloads.igce.ru/publications/reviews/review2016.pdf>. (дата обращения: 20.0.2018).
107. Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение лишайников // Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. 284 с.
108. Определитель лишайников России. Вып. 10. СПб.: Наука, 2008. 515 с.
109. Определитель лишайников России. Вып. 6. СПб.: Наука, 1996. 203 с.
110. Определитель лишайников России. Вып. 7. СПб.: Наука, 1998. 166 с.
111. Определитель лишайников России. Вып. 8. СПб.: Наука, 2003. 277 с.
112. Определитель лишайников России. Вып. 9. СПб.: Наука, 2004. 339 с.
113. Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1971. 412 с.
114. Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1975. 275 с.
115. Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Л.: Наука, 1977. 344 с.
116. Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л.: Наука, 1978. 305 с.
117. Орленок В.В., Курков А.А., Кучерявый П.П., Тупикин С.Н. Физическая география: Учебное пособие / Под ред. В.В. Орленка. Калининград, 1998. - 480 с.
118. Охраняемые растения и растительные сообщества Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова. Калининград: Изд-во КГУ, 1990. 87 с.
119. Паспорт городского округа «Город Калининград». Калининград, 2016. 98 с.
120. Пауков А.Г. Лихенофлора урбоэкосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). Екатеринбург. 2001. 18 с.

121. Пауков А.Г., Гулика И.С. Анатомические и морфологические изменения лишайников в антропогенно нарушенных местообитаниях // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. Екатеринбург, 1999. С. 134-140.

122. Перечень объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Санкт-Петербурга // Распоряжение об утверждении перечня объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Санкт-Петербурга. Правительство Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности. Распоряжение от 21 июля 2014 г. N 94-р.

123. Петренко Д. Е. Лихенофлора песчаных аккумулятивных образований Юго-Восточного побережья Балтики (на примере Куршской и Балтийской кос Калининградской области) : дис. канд. биол. наук: 03.00.05. Калининград, 2005. 298 с.

124. Петренко Д. Е., Фещенко Ю. В. Эпифитные лишайники лиственных деревьев придорожных аллей северо-западной части Калининградской области // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки, 2010. №. 7. С. 136-139

125. Петренко Д.Е. Гипотрахина отогнутая // Красная книга Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова, Г. В. Гришанова. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2010. С. 220.

126. Победимова Е.Г. Состав флоры Калининградской области и ее распространение и хозяйственное значение // Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1955. Сер. 3. Вып. 10. С. 225-329.

127. Программа комплексного развития транспортной инфраструктуры городского округа «Город Калининград» на 2017-2035 годы // Официальный сайт администрации городского округа «Город Калининград». 2017. URL: http://www.klgd.ru/municipal_services/transport_roads/proekt_programma_2017_2035.pdf (дата обращения: 05.08.2018).

128. Пунгин А.В. К вопросу об исследовании флоры лишайников Калининграда // Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2014» (Москва, Россия, 7 — 11 апреля 2014) – Москва: Издательство Московского университета, – 2014. – С. 182-183.

129. Пунгин А.В., Дедков В.П., Петренко Д.Е., Фещенко Ю.В., Яковлева С.А., Чапилкин В.В. Лихенофлора Ботанического сада Балтийского федерального университета им. И. Канта // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки, 2015а. №. 1. С. 78-86.

130. Пунгин А.В., Парфёнова Д.А. Видовое разнообразие эпифитных лишайников города Калининграда // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского

государственного университета (г. Тверь, 8–11 ноября 2017 г.). – Тверь: Твер. гос. ун-т, – 2017. – С. 334-339.

131. Пунгин А.В., Петренко Д.Е. К вопросу об изучении лишенофлоры Калининграда // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2013. Вып. 7: Естественные науки. С. 103-109.

132. Пунгин А.В., Чайка К.В., Гришанов Г.В., Петренко Д.Е., Королев К.С. Лишайники черноольхового леса, находящегося под воздействием гнездовой колонии большого баклана (Куршский залив, Калининградская область) // Ботанический журнал, 2015b. Т. 100. №. 11. С. 1154-1161.

133. Пунгин А.В., Чайка К.В., Федурев П.В., Парфенова Д.А. Геоэкологическая оценка состояния атмосферного воздуха города Калининграда с применением метода лишеноиндикационного картирования // Успехи современного естествознания. 2018. № 8. С. 178-184.

134. Романова Е. В. Лишайники города Кемерово (Западная Сибирь) // Растительный мир Азиатской России, 2011. Т. 1. №. 1. С. 9-16.

135. Романова Е. В. Лишайники городов-спутников г. Новосибирска // Растительный мир азиатской России, 2008. №. 2. С. 33-41.

136. Романова Е. В. Лишайники-биоиндикаторы атмосферного загрязнения г. Кемерово // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2012. № 4 (20). С. 203-214.

137. Руководство по контролю загрязнения атмосферы РД 52.04.186-89. М.: Гидрометиздат, 1991. С. 4-7.

138. Салихова Е. В., Савостина О. А., Виноградова О. Л. Трансформация основных свойств урбаноземов Калининграда // Вестник Калининградского государственного университета, 2003. Вып. 1. С. 98-102.

139. Свирко Е. В. Урбановфлора Новосибирска // Сибирский ботанический вестник. 2006. Том 1. №1. С. 111-119.

140. Свирко Е.В. Урбанолихенофлора г. Новосибирска // Сиб. ботан. вестн.: электронный журн. Новосибирск, 2006. Т. 1. Вып. 1. С. 111-119.

141. Седельникова Н.В., Свирко Е.В. Видовое разнообразие лишайников новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10. № 4. С. 479-486.

142. Семенова А. С. Разработка региональной классификации для оценки качества воды водоемов и водотоков Калининградской области с использованием показателей зоопланктона // Вода: химия и экология, 2012. №. 6. С. 61-69.

143. Слонов Л.Х., Слонов Т.Л., Ханов З.М. Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы Центральной части Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 2009. 160 с.
144. Сони́на А.В. Эпилитные лишайники в экосистемах северо-запада России: видовое разнообразие, экология: дисс.... д-ра биол. наук: 03.02.08. Петрозаводск, 2014. 298 с.
145. Сони́на А.В., Марковская Е.Ф. Видовое разнообразие прибрежных эпилитных лишайников и эколого-физиологические особенности отдельных видов в условиях острова Большого Соловецкого (Архангельская область) // Фундаментальные исследования, 2013. №. 10. С. 1275-1279.
146. Список лишенофлоры России. СПб.: Наука, 2010. 194 с.
147. Стаселько Е.А., Сангаджиев М.М., Берикова Б.В. Лишайники как индикаторы экологического зонирования урбанизированных территорий // Геология, география и глобальная энергия, 2013. №. 3. С. 178-187.
148. Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Химические элементы и аминокислоты в талломах лишайников подзоны средней тайги // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии. Екатеринбург, 2015. С. 249-251.
149. Терехина Т.А. Лихеноиндикационное картирование г. Барнаула // Флора и растительность Алтая / Тр. Южно-сибирского ботанического сада. Барнаул, 1995. С. 148-157.
150. Трасс Х.Х. Классы полеотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. 7. С. 122-137.
151. Трофимец В.И., Ипатов В.С. Средаобразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках // Ботанический журнал, 1990. Т. 75. №. 8. С. 1102-1108.
152. Уманский А. С., Куркина М. В., Дедков В. П. Характеристика почвенного покрова Калининграда // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки, 2012. №. 7. С. 134-138.
153. Уразбахтина А.Ф., Дементьева С.М. Эпифитная лишенофлора города Твери и Калининского района Тверской области // Материалы научной конференции студентов и аспирантов 16 апр. 2003 г. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2003. С. 62-67.
154. Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. К лишенофлоре долины реки Шахе (Краснодарский край, Западное Закавказье) // Новости систематики низших растений, 2016. №. 50. С. 243-256.
155. Ушакова Л.О., Кохановская М.И. Типология медико-экологической обстановки в муниципальных районах Калининградской области // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки, 2013. №. 1. С. 150-156.

156. Федоров Е.А. Леса Янтарного края. Калининград, Кн. изд-во. 1990. 255 с.
157. Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / отв. ред. М. П. Андреев, Д. Е. Гимельбрант. М., СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 392 с.
158. Харпухаева Т.М. Находки новых и редких видов лишайников для Республики Бурятия // Ботанический журнал, 2013. Т. 98. №. 3. С. 364-371.
159. Цуриков А. Г. Лишайники Юго-востока Беларуси (опыт лишеномониторинга) : монография / А. Г. Цуриков; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2013. 276 с.
160. Цуриков А. Г., Храмченкова О. М. Листоватые и кустистые городские лишайники: атлас-определитель: учебное пособие для студентов биологических специальностей вузов // М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т. им. Ф. Скорины Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2009. 123 с.
161. Чайка К. В. Экологическая роль большого баклана *Phalacrocorax carbo* L. в экосистеме Куршского залива Балтийского моря и его влияние на состояние рыбных ресурсов: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.14. Калининград, 2017. 194 с.
162. Чесноков С. В. Лишайники хребта Кодар (Становое нагорье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.12. Санкт-Петербург, 2017. 29 с.
163. Чубаренко Б. В., Кондратьев С. А., Брюханов А. Ю. Биогенная нагрузка на балтийское море с российской территории водосборов Калининградского/Вислинского и Куршского заливов // Известия Русского географического общества, 2017. Т. 149. №. 4. С. 69-84.
164. Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрыпник Л. Н., Бессережнова М. И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2012. №. 2 (18). С. 171-185.
165. Шапиро И.А. Загадки растения-сфинкса: Лишайники и экологический мониторинг. Л.: Гидрометиздат, 1991. 80 с.
166. Шкараба Е.М., Шаяхметова З.М. Флавопармелия козлиная // Красная книга Пермского края / науч. ред. А. И Шепель. Пермь: Книжный мир, 2008. С. 176.
167. Шустов М.В. Лишайники основных типов растительности приволжской возвышенности // Фиторазнообразие Восточной Европы, 2006. № 1. С. 3-16.
168. Яндовка Л.Ф., Пучнин А.М., Завьялова Е.С. Эпифитные лишайники окрестностей города Тамбова и их значение в фитоиндикации окружающей среды // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки, 2007. Т. 12. №. 6. С. 694-695.

169. Яцына А.П., Кондратюк С.Я. Новые данные о ксанториоидных лишайниках Беларуси // Веснік Мазырскага дзяржаўнага педагагічнага ўніверсітэта імя ПП Шамякіна, 2013. №. 3 (40). С. 106-114.
170. Āboliņa A., Piterāns A., Bамbe B. Lichens and bryophytes in Latvia. Checklist. DU AA "Saule". Salaspils, 2015. 213 p.
171. Adam A. The urban heat island effect and its impact on lichen abundance and diversity in Jefferson County, Kentucky // National Conference on Undergraduate Research, 2017. V. 31. P. 428-434.
172. Aschenbrenner I.A., Cernava T., Berg G., Grube M. Understanding microbial multi-species symbioses // Front. Microbiol, 2016. 7 (180). URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4757690/> (date accessed 18.01.2018).
173. Asman W.A.H. Factors influencing local dry deposition of gases with special reference to ammonia // Atmospheric Environment, 1998. V. 32. №. 3. P. 415-421.
174. Asta J., Erhardt W., Ferretti M., Fornasier F., Kirschbaum U., Nimis P. L., Purvis O.W., Pirintsos S., Scheidegger C., van Haluwyn C., Wirth V. Mapping lichen diversity as an indicator of environmental quality. In: Nimis, P. L. et al. (eds.): Monitoring with Lichens Monitoring Lichens. NATO Science Series, IV, vol. 7. Dordrecht: Kluwer, 2002. P. 273-279.
175. Avalos A., Vicente C. Phytochrome enhances nitrate reductase activity in the lichen *Evernia prunastri* // Canadian journal of botany, 1985. V. 63. №. 8. P. 1350-1354.
176. Balaguer L. and Manrique E. Interaction between sulfur dioxide and nitrate in some lichens // Environmental and Experimental Botany, 1991. V. 31(2). P. 223-227.
177. Barnes J.D., Balaguer L., Manrique E., Elvira S., Davison A.W. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants // Environmental and Experimental Botany, 1992. V. 32. Nr. 2. S. 85-100.
178. Bates S.T., Donna B.L., Lauber C.L., Walters W.A., Knight R., Fierer N. A preliminary survey of lichen associated eukaryotes using pyrosequencing // The Lichenologist, 2012. T. 44. №. 1. P. 137-146.
179. Benner J.W., Vitousek P. M. Development of a diverse epiphyte community in response to phosphorus fertilization // Ecology Letters, 2007. V. 10. №. 7. P. 628-636.
180. Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J-W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., De Vries W. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis // Ecological applications, 2010. V. 20. №. 1. P. 30-59.

181. Boonpragob K. and Nash T.H. Physiological responses of the lichen *Ramalina menziesii* Tayl. to the Los Angeles urban environment // Environmental and Experimental Botany, 1991. V. 31 (2). P. 229-238.
182. Boonpragob K. Monitoring physiological change in lichens: total chlorophyll content and chlorophyll degradation // Monitoring with lichens-monitoring lichens. Springer, Dordrecht, 2002. P. 323-326.
183. Boonpragob K., Nash T.H. Physiological responses of the lichen *Ramalina menziesii* Tayl. to the Los Angeles urban environment // Environmental and Experimental Botany, 1991. V. 31. №. 2. P. 229-238.
184. Brown D. H., Tomlinson H. Effects of nitrogen salts on lichen physiology // Bibliotheca Lichenologica, 1993. V. 53. P. 27-34.
185. Cameron R. P. Habitat associations of epiphytic lichens in managed and unmanaged forest stands in Nova Scotia // Northeastern Naturalist. 2002. V. 9. №. 1. P. 27-46.
186. Carter T.S., Clark C.M., Fenn M.E., Jovan S., Perakis S.S., Riddell J., Schaberg P.G., Tara L.G., Hastings M.G. Mechanisms of nitrogen deposition effects on temperate forest lichens and trees // Ecosphere, 2017. V. 8. №. 3.
187. Cezanne R., Eichler M., Kirschbaum U., Windisch U. Flechten als Anzeiger des Klimawandels // Sauteria, 2008. V. 15. S. 159-174.
188. Chen S. J., Kao C. H. Polyamines in relation to ammonium-inhibited growth in suspension-cultured rice cells // Botanical Bulletin of Academia Sinica, 1996. V. 37. P. 197-200.
189. Choudhary S., Bland A., Osborn A. M., Press M. C., Phoenix G. K. Nitrogen accumulation and partitioning in a High Arctic tundra ecosystem from extreme atmospheric N deposition events // Science of the Total Environment, 2016. V. 554. P. 303-310.
190. Cieśliński S., Czyżewska K., Fabiszewski J. Czerwona lista porostów wymarłych i zagrożonych w Polsce [Red List of extinct and threatened lichens in Poland] // Monographiae Botanicae. 2003. V. 91. P. 13-49.
191. Cislighi C., Nimis P.L. Lichens, air pollution and lung cancer // Nature, 1997. V. 387. P. 463-464.
192. Clark C.M., Bell M.D., Boyd J.W., Compton J.E., Davidson E.A., Davis C., Fenn M.E., Geiser L., Jones L., Blett T.F. Nitrogen- induced terrestrial eutrophication: cascading effects and impacts on ecosystem services // Ecosphere. 2017. V. 8. №. 7. P. 1-17.
193. Crittenden P.D. Nutrient exchange in an Antarctic macrolichen during summer snowfall snow melt events // New Phytologist, 1998. V. 139. P. 697-707.
194. Crittenden P.D., Kalucka I., Oliver E. Does nitrogen supply limit the growth of lichens // Cryptogamic Botany, 1994. V. 4. P. 143-155.

195. Cruz C., Bio A.F.M., Dominguez-Valdivia M.D., Aparicio-Tejo P.M., Lamsfus C., Martins-Louçao M.A., 2006. How does glutamine synthetase activity determine plant tolerance to ammonium? // *Planta*, 2006. V. 223. №. 5. P. 1068-1080.
196. Dahlman L. et al. Carbon and nitrogen distribution in the green algal lichens *Hypogymnia physodes* and *Platismatia glauca* in relation to nutrient supply // *Planta*, 2003. V. 217. №. 1. P. 41-48.
197. Dahlman L., Näsholm T., Palmqvist K. Growth, nitrogen uptake, and resource allocation in the two tripartite lichens *Nephroma arcticum* and *Peltigera aphthosa* during nitrogen stress // *New Phytologist*, 2002. V. 153. №. 2. P. 307-315.
198. Dahlman L., Persson J., Palmqvist K., Nasholm T., Organic and inorganic nitrogen uptake in lichens // *Planta*, 2004. V. 219. №. 3. P. 459-467
199. Dämmgen U., Flessa H. Stickstoffdepositionen // *Gefahrstoffe Reinhaltung der Luft*, 2014. V. 74. Nr. 6. S. 221.
200. Dämmgen U., Grünhage L., Dörger G., Hanewald K. Beiträge zur Erstellung einer atmosphärischen Stickstoff-Bilanz für Hessen. 1. Bulk-Deposition von reaktivem Stickstoff. Hrsg. // Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie. Wiesbaden 2010. URL: https://www.hlnug.de/fileadmin/dokumente/luft/faltblaetter/depo_faltblatt_mai2010.pdf [дата обращения: 17.01.2018 г.]
201. Davydov E.A., Konoreva L.A. New data on lichens from Salair province in Altai sky krai (Siberia, Russia) // *Turczaninowia*, 2017. V.20. Nr. 4. P. 185-197.
202. Dentener F., Drevet J., Lamarque J.F., Bey I., Eickhout B., Fiore A.M., Lawrence M. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation // *Global biogeochemical cycles*, 2006. V. 20. №. 4. 21 p.
203. Dolnik Ch., Petrenko D. E. Lichens of the southern Curonian Spit in the Baltic Sea // *Ботанический журнал*, 2003. Т. 88. №. 2. С. 41-59.
204. Dymytrova L. Epiphytic lichens and bryophytes as indicators of air pollution in Kyiv city (Ukraine) // *Folia Cryptogamica Estonica*, 2009. V. 46. P. 33-44.
205. Evans P. T., Malmberg R. L. Do polyamines have roles in plant development? // *Annual review of plant biology*, 1989. V. 40. №. 1. P. 235-269.
206. Fałtynowicz W., Kossowska M. The Lichens of Poland: A Fourth Checklist // *Acta Botanica Silesiaca Monographiae* 8, 2016. 122 p.
207. Fałtynowicz W., Kowalewska A., Szymczyk R., Kukwa M., Adamska E., Czarnota P., Pietrzykowska-Urban K. Lichen diversity in the managed forests of the Karnieszewice Forest Division and its surroundings (N Poland) // *Ecological Questions*, 2016. V. 22. P. 55-66.

208. Fałtynowicz W., Kukwa M. Red List of threatened lichens in Gdańsk Pomerania // *Monographiae Botanicae*, 2003. V. 91. P. 64-77.
209. Fangmeier A., Hadwiger-Fangmeier A., Van der Eerden L., Jäger H. J. Effects of atmospheric ammonia on vegetation-a review // *Environmental pollution*, 1994. V. 86. №. 1. P. 43-82.
210. Fenn M. E., Bytnerowicz A., Schilling S. L., Vallano D. M., Zavaleta E. S., Weiss S. B., Morozumib C., Geiserd L. H., Hanks K. On-road emissions of ammonia: An underappreciated source of atmospheric nitrogen deposition // *Science of The Total Environment*, 2018. V. 625. P. 909-919.
211. Fowler D., Flechard C., Skiba U., Coyle M., Cape, J. N. The atmospheric budget of oxidized nitrogen and its role in ozone formation and deposition // *The New Phytologist*, 1998. V. 139. №. 1. P. 11-23.
212. Frahm J. Contents of amino acids and osmotic values of epiphytic lichens as indicators for regional atmospheric nitrogen loads // *Lichenology*, 2013. V. 9. P. 1-11.
213. Frahm J.-P., Janßen A.-M., Schumacher J., Thönnies D., Hensel S., Heidelberg B., Erler D. Das Nitrophytenproblem bei epiphytischen Flechten eine Synthese // *Archive for Lichenology*, 2009. V.5. S. 1-10.
214. Frahm J.-P., Thönnies D., Hensel S. Ist der Anstieg nitrophiler Flechten an Bäumen auf eine Erhöhung des Borken-pHs zurückzuführen? // *Archive for Lichenology*, 2009. V.1. S. 1-10.
215. Franzen-Reuter I. Auswirkungen experimenteller Stickstoffgaben auf den Stickstoffgehalt ausgewählter Epiphyten // *Gefahrstoffe Reinhaltung der Luft*. 2013. V. 73. Nr. 4. S. 159-166.
216. Franzen-Reuter I. Untersuchungen zu den Auswirkungen atmosphärischer Stickstoffeinträge auf epiphytische Flechten und Moose im Hinblick auf die Bioindikation : Dissertation (Dr. rer. nat.): Tag der Promotion 03.09.2004. Bonn, 2004. 183 s.
217. Frati L., Caprasecca E., Santoni S., Gaggi C., Guttova A., Gaudino S., Pati A., Rosamilia S., Pirintsos S. A., Loppi S. Effects of NO₂ and NH₃ from road traffic on epiphytic lichens // *Environmental Pollution*, 2006. Vol. 142. N 1. P. 58-64.
218. Gaio-Oliveira G., Branquinho C., Maguas C., Martins-Loução M.A., The concentration of nitrogen in nitrophilous and non-nitrophilous lichen species // *Symbiosis*, 2001. V. 31. №. 1. P. 187-199.
219. Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Maguas C. Ammonium uptake in the nitrophytic lichen *Xanthoria parietina* and its effects on vitality and balance between symbionts // *The lichenologist*, 2004. V. 36. №. 1. P. 75-86.
220. Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Maguas C. Responses of the lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. to varying thallus nitrogen concentrations // *The Lichenologist*, 2005b. V. 37. №. 2. P. 171-179.

221. Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Martins-Loução M.A., Maguas C. Nitrogen uptake in relation to excess supply and its effects on the lichens *Evernia prunastri* (L.) Ach and *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr // *Planta*, 2005a. V. 220. №. 5. P. 794-803.
222. Galloway J.N., Dentener F.J., Capone D.G., Boyer E.W., Howarth R.W., Seitzinger S.P., Asner G.P., Cleveland C.C., Green P.A., Holland E.A., Karl D.M., Michaels A.F., Porter J.H., Townsend A.R., Vöosmarty C.J. Nitrogen cycles: past, present, and future // *Biogeochemistry*, 2004. V. 70. №. 2. P. 153-226.
223. Galloway J.N., Townsend A.R., Erisman J.W., Bekunda M., Cai Z., Freney J.R., Martinelli L.A., Seitzinger S.P., Sutton M.A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions // *Science*, 2008. V. 320. №. 5878. P. 889-892.
224. García-Gómez H., Garrido J. L., Vivanco M. G., Lassaletta L., Rábago I., Àvila A., Tsyro S., Sánchez G., González Ortiz A., González-Fernández I., Alonso R. Nitrogen deposition in Spain: Modeled patterns and threatened habitats within the Natura 2000 network // *Science of the Total Environment*, 2014. V. 485. P. 450-460.
225. Garty J., Ronen R., and Galun M. Correlation between chlorophyll degradation and the amount of some elements in the lichen *Ramalina duriaei* (De Not.) // *Environmental and Experimental Botany*, 1985. V. 25 (1). P. 67-74.
226. Garty J., Tomera S., Levina T., Lehra H. Lichens as biomonitors around a coal-fired power station in Israel // *Environmental Research*, Volume 91 (3), 2003. P. 186-198.
227. Geiser L.H., Jovan S.E., Glavich D.A., Porter M.K. Lichen-based critical loads for atmospheric nitrogen deposition in Western Oregon and Washington Forests, USA // *Environmental Pollution*, 2010. V. 158. №. 7. P. 2412-2421.
228. Gombert S., Asta J., Seaward M. R. D. Correlation between the nitrogen concentration of two epiphytic lichens and the traffic density in an urban area // *Environmental Pollution*, 2003. Vol. 123. P. 281-290.
229. Górka K., Sokol S. An attempt to assess the air quality in the Opole city using the epiphytic lichen data // *Nature Journal*, 2015. V. 48. P. 83-94.
230. Hallbom L., Bergman B., Rai A. N. Immunogold localization of glutamine synthetase in the cyanobionts of the lichens *Peltigera aphthosa* and *Peltigera canina* // *Lichen Physiol Biochem*, 1986. V. 1. P. 27-34.
231. Härtel O., Grill D. Die Leitfähigkeit von Fichtenborken-Extrakten als empfindlicher Indikator für Luftverunreinigungen // *Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. Eur. J. For. Path.* 2. 1972. S. 205-215.
232. Hauck M. Ammonium and nitrate tolerance in lichens // *Environmental Pollution*, 2010. V. 158. №. 5. P. 1127-1133.

233. Hauck M., Helms G., Friedl T. Photobiont selectivity in the epiphytic lichens *Hypogymnia physodes* and *Lecanora conizaeoides* // The Lichenologist, 2007. V. 39. №. 2. P. 195-204.
234. Hauck M., Hesse V., Jung R., Zöller T., Runge M. Long-distance transported sulphur as a limiting factor for the abundance of *Lecanora conizaeoides* in montane spruce forests // The Lichenologist, 2001a. V. 33(03). S. 267-269.
235. Hauck M., Hesse V., Runge M. The significance of stemflow chemistry for epiphytic lichen diversity in a dieback-affected spruce forest on Mt Brocken, northern Germany // The Lichenologist, 2002. V. 34. №. 5. P. 415-427.
236. Hauck M., Jung R., Runge M. Relevance of element content of bark for the distribution of epiphytic lichens in a montane spruce forest affected by forest dieback // Environmental pollution, 2001b. V. 112(2). S. 221-227.
237. Hauck M., Runge M. Stemflow chemistry and epiphytic lichen diversity in dieback-affected spruce forest of the Harz Mountains, Germany // Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2002. V. 197. №. 4. P. 250-261.
238. Hauck M., Wirth V. Preference of lichens for shady habitats is correlated with intolerance to high nitrogen levels // The Lichenologist, 2010. V. 42. №. 4. P. 475-484.
239. Hawksworth D., Rose F. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens // Nature, 1970. V. 227. P. 145-148.
240. Hogan E.J., Minnullina G., Sheppard L.J., Leith I.D., Crittenden P.D. Response of phosphomonoesterase activity in the lichen *Cladonia portentosa* to nitrogen and phosphorus enrichment in a field manipulation experiment // New Phytologist, 2010. V. 186. №. 4. P. 926-933.
241. Hyvärinen M., Crittenden P.D. Relationships between atmospheric nitrogen inputs and the vertical nitrogen and phosphorus concentration gradients in the lichen *Cladonia portentosa* // The New Phytologist, 1998. V. 140. №. 3. P. 519-530.
242. Insarov G., Schroeter B. Lichen monitoring and climate change // Monitoring with Lichens-Monitoring Lichens, 2002. P. 183-201.
243. Ismailov A. B. A contribution to the lichen flora of Tlyaratinskiy Protected Area (East Caucasus, Dagestan, Russia) // Новости систематики низших растений, 2017. №. 51. С. 178-190.
244. Janson S., Rai A. N., Bergman B. The marine lichen *Lichina confinis* (OF Müll.) C. Ag.: ultrastructure and localization of nitrogenase, glutamine synthetase, phycoerythrin and ribulose 1, 5- bisphosphate carboxylase/oxygenase in the cyanobiont // New phytologist, 1993. V. 124. №. 1. P. 149-160.

245. Johansson O., Olofsson J., Giesler R., Palmqvist K. Lichen responses to nitrogen and phosphorus additions can be explained by the different symbiont responses // *New Phytologist*, 2011. V. 191. №. 3. P. 795-805.
246. Johansson O., Palmqvist K., Olofsson J. Nitrogen deposition drives lichen community changes through differential species responses // *Global Change Biology*, 2012. V. 18. №. 8. P. 2626-2635.
247. Jonson J. E., Borken-Kleefeld J., Simpson D., Nyíri A., Posch M., Heyes, C. Impact of excess NO_x emissions from diesel cars on air quality, public health and eutrophication in Europe // *Environmental Research Letters*, 2017. V. 12. №. 9. 094017.
248. Jovan S. Lichen bioindication of biodiversity, air quality, and climate: baseline results from monitoring in Washington, Oregon, and California // Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-737. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 2008. 115 p.
249. Kirchner M., Braeutigam S., Feicht E., Löflund M. Ammonia emissions from vehicles and the effects on ambient air concentrations // *Fresenius Environmental Bulletin*, 2002. V. 11. №. 8. P. 454-458.
250. Kirschbaum U. Flechtendauerbeobachtungsflächen Hessen. Arbeitsberichte des Hessischen Landesamtes für Umwelt und Geologie. Wiesbaden, 2003.
251. Kirschbaum U. Umweltbewertung mit Hilfe von Flechtenkartierungen in Wetzlar und Gießen. Vergleich zwischen den Erhebungen von 1970, 1980, 1995 und 2015 // *Hessisches Landesamt für Naturschutz, Umwelt und Geologie*, 2016. 58 s.
252. Kirschbaum U., Cezanne R., Eichler M., Hanewald K., Windisch U. Long-term monitoring of environmental change in German towns through the use of lichens as biological indicators: comparison between the surveys of 1970, 1980, 1985, 1995, 2005 and 2010 in Wetzlar and Giessen // *Environmental Sciences Europe*, 2012. 24:19. 19 p.
253. Kirschbaum U., Windisch U. Beurteilung der lufthygienischen Situation Hessens mittels epiphytischer Flechten. Schriftenreihe der Hess. Landesanst. für Umwelt, Wiesbaden, 1995.
254. Krupa S.V. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review // *Environmental pollution*, 2003. V. 124. №. 2. P. 179-221.
255. Kuang Y.-w., Zhou G.-Y., Wen D.-Z., Liu S.-Z. Acidity and conductivity of *Pinus massoniana* bark as indicators to atmospheric acid deposition in Guangdong, China // *Journal of Environmental Sciences*, 2006. Vol. 18, No. 5. P. 916-920.
256. Kukwa M., Motiejūnaitė J. Revision of the genera *Cetrelia* and *Punctelia* (Lecanorales, Ascomycota) in Lithuania, with implications for their conservation // *Herzogia*, 2010. Vol. 25. №. 1. P. 5-14.

257. Kuziel S. The ratio of K to Ca in thalli of several species of lichens occurring on various trees // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 1973. V. 42. №. 1. S. 63-71.
258. Le Blanc F., De Sloover J. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal // *Can. J. Bot.*, 48(7), 1970. P. 1485-1496.
259. LeBauer D. S., Treseder K. K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed // *Ecology*, 2008. V. 89. №. 2. P. 371-379.
260. Lettau G. Beiträge zur Lichenenflora von Ost- und Westpreussen // *Festschriften des Preussischen Botanischen Vereins zu Königsberg*. 1912. S. 17-91.
261. Lettau G. Nachträge zur Lichenenflora von Ost- und Westpreussen // *Schriften der Königlichen Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 1919. - S. 5 -21.
262. Levia D. F. Nitrate sequestration by corticolous macrolichens during winter precipitation events // *International journal of biometeorology*, 2002. V. 46. №. 2. P. 60-65.
263. Lichen biology // Ed by T.H. Nash III. 2nd ed. Cambridge University Press, 2008. 486 p.
264. Lilleleht V. et al. Red data book of Estonia // *Threatened plants, fungi and animals ETA-Looduskaitse Komisjon*, Tartu, Estonia, 1998. 150 s.
265. Lücking R., Hodkinson B. P., Leavitt S. D. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota Approaching one thousand genera // *The Bryologist*, 2016. V. 119. Nr. 4. P. 361-416.
266. Lumbsch H. T., Huhndorf S. M. Myconet Volume 14. Part one. Outline of Ascomycota 2009. Part Two. Notes on Ascomycete Systematics. Nos. 4751-5113 // *Fieldiana Life and Earth Sciences*, 2010. V. 1. P. 1-64.
267. Makkonen S., Hurri R.S.K., Hyvärinen M. Differential responses of lichen symbionts to enhanced nitrogen and phosphorus availability: an experiment with *Cladina stellaris* // *Annals of Botany*, 2007. V. 99. №. 5. P. 877-884.
268. Meckel T., Windisch U., Naser S., Bonkoß K. Messung der Stickstoffdeposition im Umfeld landwirtschaftlicher Anlagen // *Immissionsschutz*, 2018. № 2. S. 21-25.
269. Meysurova A.F., Notov A.A., Pungin A.V. Photosynthetic pigments in *Hypogymnia physodes* with different metal contents // *Journal of Applied Spectroscopy*, 2018. V. 84. №. 6. P. 1037-1043.
270. Miller J. E., Brown D. H. Studies of ammonia uptake and loss by lichens // *The Lichenologist*, 1999. V. 31. №. 1. P. 85-93.
271. Moisejevs R. Lichens and allied fungi new for Latvia // *Folia Cryptogamica Estonica*, 2017. V. 54. P. 9-12.

272. Motiejūnaitė J. Supplemented checklist of lichens and allied fungi of Lithuania // *Botanica Lithuanica*, 2017. Vol. 23. №. 2. P. 89-106.
273. Motiejūnaitė J., Chesnokov S. V., Czarnota P., Gagarina L. V., Frolov I., Himelbrant D., Konoreva L. A., Kubiak D., Kukwa M., Moisejevs R., Stepanchikova I., Suija A., Tagirdzhanova G., Thell A., Tsurykau A. Ninety-one species of lichens and allied fungi new to Latvia with a list of additional records from Kurzeme // *Herzogia*, 2016. T. 29. №. 1. C. 143-163.
274. Motiejūnaitė J., Lukošienė I. P., Stončius D., Uselienė A. Contribution to the Lithuanian flora of lichens and allied fungi. V // *Botanica Lithuanica*, 2017. Vol. 23. №. 1. P. 71-74.
275. Munzi S., Cruz C., Maia R., Máguas C., Perestrello-Ramos M. M., Branquinho C. Intra- and inter-specific variations in chitin in lichens along a N-deposition gradient // *Environmental Science and Pollution Research*, 2017. V. 24. №. 36. P. 28065-28071.
276. Munzi S., Pirintsos S.A., Loppi S. Chlorophyll degradation and inhibition of polyamine biosynthesis in the lichen *Xanthoria parietina* under nitrogen stress // *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2009. V. 72. №. 2. P. 281-285.
277. Nadler L., Stetzka K. M. Untersuchungen der Stickstoffgehalte in den Blatflechten *Parmelia sulcata* und *Xanthoria parietina* und der Luftgüte nach VDI 3957 Blatt 13 an ausgewählten Immissionsmessstationen in Sachsen // *Gefahrstoffe Reinhaltung der Luft*, 2014. V. 74. Nr. 6, S. 255-262.
278. Nash III T.H. Lichens as indicators of air pollution // *Die Naturwissenschaften*, 1976. V. 63. P. 364-367.
279. Nash III T.H. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems // *Lichen biology*. Cambridge University Press, 2008. S. 218-235.
280. Nash III T.H., Ryan B. D., Gries C., Bungartz F. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Tempe: Lichens Unlimited, 2002. V. 1. 532 p.
281. Nekrošienė R. Assessment of Environmental Air Quality in Localities with Different Urbanisation Levels by the Method of Passive Lichenoidication // *Formation of Urban Green Areas*, 2012. V. 1 (9). P. 133-139.
282. Nimis P.L., Purvis O.W. Monitoring lichens as indicators of pollution: An introduction // *Monitoring with Lichens*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 7-10.
283. Nylander W. Les lichens des environs de Paris. // P. Schmidt. Paris, 1896. 142 p.
284. Ohlert A. Gruppierung der Lichenen der Provinz Preussen nach Standort und Substrat // *Lichenologische Aphorismen II. Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig*. Bd 2. H. 3-4. 1871. S. 3-37.
285. Ohlert A. Verzeichniss Preussischer Flechten // *Schriften der Königlichen Physikalisch-oekonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 1863. S. 6-34.

286. Ohlert A. Zusammenstellung der Lichenen der Provinz Preussen // Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 1870. B. 11. S. 1-51.
287. Palmqvist K., Campbell D., Ekblad A., Johansson H. Photosynthetic capacity in relation to nitrogen content and its partitioning in lichens with different photobionts // Plant, Cell & Environment, 1998. V. 21. №. 4. P. 361-372.
288. Palmqvist K., Dahlman L. Responses of the green algal foliose lichen *Platismatia glauca* to increased nitrogen supply // New Phytologist, 2006. V. 171. №. 2. P. 343-356.
289. Palmqvist K., Dahlman L., Jonsson A., Nash III, T.H. The carbon economy of lichens. Lichen biology // Cambridge University Press, 2008. S. 182-215.
290. Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Thehler A., Sancho L.S., Mattsson J.E. CO₂ exchange and tallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones// Oecologia. 2002. V. 133. P. 295-306.
291. Palmqvist K., Franklin O., Näsholm T. Symbiosis constraints: Strong mycobiont control limits nutrient response in lichens // Ecology and evolution, 2017. V. 7. №. 18. P. 7420-7433.
292. Paoli L., Maslaňáková I., Grassi A., Bačkor M., Loppi S. Effects of acute NH₃ air pollution on N-sensitive and N-tolerant lichen species // Ecotoxicology and Environmental Safety, 2015. V. 122. P. 377-383.
293. Perrino C., Catrambone M. Development of a variable-path-length diffusive sampler for ammonia and evaluation of ammonia pollution in the urban area of Rome, Italy // Atmospheric environment, 2004. V. 38. №. 38. P. 6667-6672.
294. Perrino C., Catrambone M., Bucchianico A., Di Menno Di, Allegroni I. Gaseous ammonia in the urban area of Rome, Italy and its relationship with traffic emissions // Atmospheric Environment, 2002. V. 36. №. 34. P. 5385-5394.
295. Petrini O., Hake U., Dreyfuss M. M. An analysis of fungal communities isolated from fruticose lichens // Mycologia, 1990. P. 444-451.
296. Pinho P., Augusto S., Martins-Loução M.-A., Pereira M.J., Soares A., Maguas C., Branquinho C. Causes of change in nitrophytic and oligotrophic lichen species in a Mediterranean climate: impact of land cover and atmospheric pollutants // Environmental Pollution, 2008. V. 154. №. 3. P. 380-389.
297. Pirintsos S.A., Munzi S., Loppi S., Kotzabasis K., 2009. Do polyamines alter the sensitivity of lichens to nitrogen stress? // Ecotoxicology and environmental safety, 2009. V. 72. №. 5. P. 1331-1336.
298. Piterāns A. Checklist of the lichens of Latvia // Latvijas Veģetācija, 2001. P. 5-46.
299. Puckett K.J. The effect of heavy metals on some aspects of lichen physiology // Canadian Journal of Botany, 1976. V. 54. P. 2695-2703.

300. Pungin A. and Dedkov V. Assessment of air quality by lichen indication method in the central part of Kaliningrad // Research Journal of Chemistry and Environment. – 2017. – Vol. 21 (2). – P. 32-39.
301. Pungin A., Chaika Ch., Windisch U., Skrypnik L. Ornithogenic effects on the lichen biota of the Black Alder forest generated by the Great Cormorant nesting colony // Gefahrstoffe - Reinhaltung der Luft, 2018. V. 78. Nr. 4. S. 160-165.
302. Pungin A., Windisch U., Skrypnik L., Chaika C., Feduraev P. Biomonitoring von Eutrophierungswirkungen in Kaliningrad (Russland) mit Flechten und Baumrinden // Gefahrstoffe - Reinhaltung der Luft. – 2017. – V. 77. – Nr. 4, – S. 137-142.
303. Pungin A.V., Parfenova D.A. Bioindicative role of *Parmelia sulcata* Taylor photosynthetic pigments in conditions of reactive nitrogen atmospheric pollution // Proceedings of IV (XII) International Botanical Conference of Young Scientists in Saint-Petersburg, April 22-28, 2018. Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. – 2018. – P. 134.
304. Purvis O.W., Chimonides P.J., Jeffries T.E., Jones G.C., Read H., Spiro B. Investigating biogeochemical signatures in the lichen *Parmelia sulcata* at Burnham Beeches, Buckinghamshire, England // Lichenologist, 2005. Vol. 37. P. 329-344
305. Purvis O.W., Chimonides, J., Din V., Erotokritou L., Jeffries T., Jones G.C., Spiro B. Which factors are responsible for the changing lichen floras of London? // Science of the Total Environment, 2003. V. 310. №. 1-3. P. 179-189.
306. Rai A. N., Rowell P., Stewart W. D. P. Mycobiont- cyanobiont interactions during dark nitrogen fixation by the lichen *Peltigera aphthosa* // Physiologia Plantarum, 1983. V. 57. №. 2. P. 285-290.
307. Rai A.N. Cyanolichens: Nitrogen Metabolism / In: Rai A.N., Bergman B., Rasmussen U. (eds) Cyanobacteria in Symbiosis, 2002. P. 97-115.
308. Randlane T., Jüriado I., Suija A., Lõhmus P., Leppik E. Lichens in the new Red List of Estonia // Folia Cryptogamica Estonica, 2008. V. 44. P. 113-120.
309. Randlane T., Saag A. Second checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia // Folia Cryptog. Estonica 35. 1999. 132 p.
310. Randlane T., Saag A., Suija A. Lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia // Estonian Lichens. Ver. December 31, 2016. URL: <http://esamba.bo.bg.ut.ee/checklist/est/home.php> [circulation date: 28.02.2018].
311. Rao D.N. and Le Blanc F. Effects of sulphur dioxide on the lichen alga, with special reference to chlorophyll // The Bryologist, 1966. V. 69. P. 69-75.
312. Rašomavičius V. et al. Lietuvos raudonoji knyga // Kaunas: Lututė, 2007. 800 p.

313. Reaktiver Stickstoff in der Umwelt // Umwelt Bundesamt. Luft, 2015 URL: <http://www.umweltbundesamt.de/themen/luft/wirkungen-von-lufts Schadstoffen/wirkungen-auf-oekosysteme/reaktiver-stickstoff-in-der-umwelt> (дата обращения: 19.07.2016).
314. Riddell J., Nash T. H., Padgett P. The effect of HNO₃ gas on the lichen *Ramalina menziesii* // Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2008. V. 203. №. 1. P. 47-54.
315. Ristić S.S., Kosanić M.M., Ranković B.R., Stamenković S.S. Lichens as biological indicators of air quality in the urban area of Kuršumlija (Southern Serbia) // Kragujevac Journal of Science, 2017. V. 39. C. 165-175.
316. Root H., Geiser L., Jovan S., Neitlich P. Epiphytic macrolichen indication of air quality and climate in interior forested mountains of the Pacific Northwest, USA // Ecological Indicators, 2015. V. 53. P. 95-105.
317. Santamaría J. M., Martín A. Tree bark as a bioindicator of air pollution in Navarra, Spain // Water, Air, and Soil Pollution, 1997. V. 98. P. 381-387.
318. Schnull M., Hauck M., Vann D.R., Johnson A.H., Runge M. Site factors determining epiphytic lichen distribution in a dieback-affected spruce-fir forest on Whiteface Mountain, New York: stemflow chemistry // Canadian Journal of Botany, 2002. V. 80. №. 11. P. 1131-1140.
319. Shapiro I.A. Activities of nitrate reductase and glutamine synthetase in lichens // Soviet Plant Physiology, 1983. V. 30. P. 539-542.
320. Shapiro I.A. Nitrate reductase activity in the lichen *Lobaria pulmonaria* // Soviet Plant Physiology, 1985. V. 32. P. 397-401.
321. Shapiro I.A., Nifontova M.G., Effects of sulfur dioxide and gamma-radiation on the nitrate reductase activity in the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm // Soviet Journal of Ecology, 1991. V. 22. P. 47-51.
322. Shapiro, I.A., 1987. Effects of lichen substances on nitrate reductase activity in the lichen *Lobaria pulmonaria* // Soviet Plant Physiology, 1987. V. 34. P. 255-258.
323. Shukla V., Upreti D. K., Bajpai R. Lichens to biomonitor the environment // Springer, New Delhi, 2014. 185 p.
324. Slaby A., Lisowska M. Epiphytic lichen recolonization in the centre of Cracow (southern Poland) as a result of air quality improvement // Polish Journal of Ecology. 2012. Vol. 60(2). P. 225-240.
325. Slaby A., Lisowska M. Epiphytic lichen recolonization in the centre of Cracow (southern Poland) as a result of air quality improvement // Pol. J. Ecol, 2012. V. 60. Nr. 2. P. 225-240.
326. Smith C. W., Aptroot A., Coppins B. J., Fletcher A., Gilbert O. L., James P. W., Wolseley P. A. Lichens of Great Britain and Ireland. British Lichen Society, 2009. 1046 p.

327. Søchting U. Lichens as monitors of nitrogen deposition // *Cryptogamic Botany*, 1995. V. 5. №. 3. P. 264-269.
328. Sparrius L. B. Response of epiphytic lichen communities to decreasing ammonia air concentrations in a moderately polluted area of The Netherlands // *Environmental Pollution*, 2007. V. 146. №. 2. P. 375-379.
329. Spribille T., Tuovinen V., Resl P., Vanderpool D., Wolinski H., Aime M. C., Schneider K., Stabentheiner E., Toome-Heller M., Thor G., Mayrhofer H. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens // *Science*, 2016. V. 353. №. 6298. P. 488-492.
330. Stapper N.J., Frahm J.-P., Franzen-Reuter I. Die Bestimmung der Stickstoff-Depositionsrates mit Hilfe von epiphytischen Flechten // *Immissionsschutz*, 2013. Nr. 1. S. 8-15.
331. Stapper N.J., Franzen-Reuter I., Frahm J.-P. Stickstoffgehalte in *Parmelia sulcata* als Indikator atmosphärischer Stickstoffeinträge in einer Großstadt am Beispiel Düsseldorf // *Immissionsschutz*, 2005. Nr. 3. S. 84-89.
332. Stevens C. J., Payne R. J., Kimberley A., Smart S. M. How will the semi-natural vegetation of the UK have changed by 2030 given likely changes in nitrogen deposition? // *Environmental pollution*, 2016. V. 208. P. 879-889.
333. Stulen I., Perez-Soba M., De Kok L. J., Van der Eerden L. Impact of gaseous nitrogen deposition on plant functioning // *The New Phytologist*, 1998. V. 139. №. 1. P. 61-70.
334. Suarez-Bertoa R., Zardini A. A., Astorga C. Ammonia exhaust emissions from spark ignition vehicles over the New European Driving Cycle // *Atmospheric environment*, 2014. V. 97. P. 43-53.
335. Sujetovienė G. Road traffic pollution effects on epiphytic lichens // *Ekologija*, 2010. Vol. 56. №. 1-2. P. 64-71.
336. Szymczyk R., Zalewska A., Szydłowska J., Kukwa M. The lichen family *Parmeliaceae* in Poland. IV. The genus *Punctelia* // *Herzogia*, 2015. V. 28. №. 2. P. 556-566.
337. Tozer W.C., Hackell D., Miers D.B., Silvester W.B. Extreme isotopic depletion of nitrogen in New Zealand lithophytes and epiphytes; the result of diffusive uptake of atmospheric ammonia? // *Oecologia*, 2005. V. 144. №. 4. P. 628-635.
338. Trass H. Lichen sensitivity to air pollution and index of poleotolerance (I.P.) // *Folia Cryptog. Estonica* 3. 1973. P. 19-22.
339. Tretiach M., Bertuzzi S., Carniel F. C., Virgilio D. Seasonal acclimation in the epiphytic lichen *Parmelia sulcata* is influenced by change in photobiont population density // *Oecologia*, 2013. V. 173. №. 3. P. 649-663.

340. Tretiach M., Bertuzzi S., Carniel F. C., Virgilio D. Seasonal acclimation in the epiphytic lichen *Parmelia sulcata* is influenced by change in photobiont population density // *Oecologia*, 2013. V. 173. №. 3. P. 649-663.
341. Trotet G. Recherches sur la nutrition des lichens. Premiers résultats // *Revue bryologique lichénologique*, 1969. V. 36(3-4). S. 733-736.
342. Tsurykau A., Golubkov V., Bely P. The genera *Hypotrachyna*, *Parmotrema* and *Punctelia* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus // *Herzogia*, 2015. Vol. 28 (2) Teil 2. P. 743-752.
343. U'Ren J. M., Lutzoni F., Miadlikowska J., Arnold, A. E. Community analysis reveals close affinities between endophytic and endolichenic fungi in mosses and lichens // *Microbial ecology*, 2010. V. 60. №. 2. P. 340-353.
344. van Dobben H.F., Bakker A.J. Re- mapping epiphytic lichen biodiversity in The Netherlands: effects of decreasing SO₂ and increasing NH₃ // *Plant Biology*, 1996. V. 45. №. 1. P. 55-71.
345. van Dobben H.F., Ter Braak C.J.F. Effects of atmospheric NH₃ on epiphytic lichens in the Netherlands: the pitfalls of biological monitoring // *Atmospheric Environment*, 1998. V. 32. №. 3. P. 551-557.
346. van Herk C.M. Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time // *Lichenologist*, 2001. V. 33(5). P. 419-441.
347. van Herk C.M. Mapping of ammonia pollution with epiphytic lichens in the Netherlands // *The Lichenologist*. 1999. V. 31. №. 1. P. 9-20.
348. van Herk C.M., Aptroot A., van Dobben H. F. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming // *Lichenologist*, 2002a. V. 34. P. 141-154.
349. van Herk C.M., Mathijssen-Spiekman E. A. M., De Zwart D. Long distance nitrogen air pollution effects on lichens in Europe // *The Lichenologist*, 2003. V. 35. №. 4. P. 347-359.
350. van Herk, C.M. Epiphytes on wayside trees as an indicator of eutrophication in the Netherlands. In: Nimis, P.L. et al. (eds.): *Monitoring with Lichens Monitoring Lichens*. NATO Science Series, IV, vol. 7. Dordrecht: Kluwer, 2002b. P. 285-289.
351. Vario EL cube // Elementar. 2018. URL: <https://www.elementar.de/en/products/organic-elemental-analysis/vario-el-cube.html> [дата обращения: 11.02.2018 г.]
352. VDI 3799 Blatt 1: Messen von Immissionswirkungen. Ermittlung und Beurteilung phytotoxischer Wirkungen von Immissionen mit Flechten; Flechtenkartierung zur Ermittlung des Luftgütwertes (LGW) // VDI, Berlin. 1995.

353. VDI 3957 Blatt 13. Biologische Messverfahren zur Ermittlung und Beurteilung der Wirkung von Luftverunreinigungen auf Flechten (Bioindikation). Kartierung der Diversität epiphytischer Flechten als Indikator für Luftgüte // VDI, Berlin. 2005.
354. VDI 3957 Blatt 18: Biologische Messverfahren zur Ermittlung und Beurteilung der Wirkung von Luftverunreinigungen (Biomonitoring). Erfassen von Stickstoffanreicherungen in der Blatflechte *Parmelia sulcata* zum Nachweis von Immissionswirkungen // VDI, Berlin. 2015.
355. Vitousek P. M., Aber J. D., Howarth R. W., Likens G. E., Matson P. A., Schindler D. W., Schlesinger W. H., Tilman D. G. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences // *Ecological applications*, 1997. V. 7. №. 3. P. 737-750.
356. Vogel S. Flechten auf straßenbegleitenden Bäumen an ausgewählten Standorten in Düsseldorf [Lichens on trees at a particular road in Dusseldorf] // *Archive for Lichenology*, 2009. V. 2. S. 1-15.
357. Von Arb, C. and Brunold, C. Lichen physiology and air pollution. I. Physiological response of in situ *Parmelia sulcata* among air pollution zone within Biel, Switzerland // *Canadian Journal of Botany*, 1990. V. 68. P. 35-42.
358. Vorbeck A., Windisch U. Flechtenkartierung München: Eignung von Flechten als Bioindikatoren für verkehrsbedingte Immissionen // Bayerisches Landesamt für Umweltschutz. Mömbris, 2001. 156 s.
359. Vorbeck A., Windisch U., Eichler M., Cezanne R. Flechtenkartierung Aschaffenburg 2015 Bewertung der lufthygienischen Situation und Bioindikation des Klimawandels// Stadt Aschaffenburg Amt für Umwelt- und Verbraucherschutz. Aschaffenburg. 2016.
360. Vráblíková H., McEvoy M., Solhaug K. A., Barták M., Gauslaa Y. Annual variation in photoacclimation and photoprotection of the photobiont in the foliose lichen *Xanthoria parietina* // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2006. V. 83. №. 2. P. 151-162.
361. Wang S., Nan J., Shi C., Fu Q., Gao S., Wang D., Cui H., Saiz-Lopez A., Zhou B. Atmospheric ammonia and its impacts on regional air quality over the megacity of Shanghai, China // *Scientific reports*, 2015. V. 5. 15842.
362. Warming E. Om planterigets livsformer // Kjøbenhavn: Festskr. udg. Univ. Kjøbenhavn, 1908. S. 27.
363. Windisch U. Wirkungsermittlung von Stadtklimaeffekten auf Biota anhand von Flechten. Forschungsbericht des Fachzentrums Klimawandel (INKLIM-A-Projekt) // Hessisches Landesamt für Naturschutz, Umwelt und Geologie, 2016. 64 s.
364. Windisch U., Pungin A., Meckel T. Wirkungen von Verkehrsbelastungen auf die Flechtendiversität sowie den Stickstoff- und Chlorophyllgehalt von *Parmelia sulcata* in Hessen // *Gefahrstoffe - Reinhaltung der Luft*, 2016. V. 76. Nr. 4. S. 128-135.

365. Windisch U., Vorbeck A., Peichl L., Kohler J. Flechten als Bioindikatoren der Luftgute in Bayern // Aschaffenburg, Literaturverzeichnis. 1996. 62 s.
366. Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. E. Ulmer, 1995. V. 2. 1006 s.
367. Wirth V. Ökologische Zeigerwerte von Flechten erweiterte und aktualisierte Fassung // Herzogia, 2010. V. 23. №. 2. S. 229-248.
368. Wirth V., Hauck M., Schultz M. Die Flechten Deutschlands // Stuttgart, Ulmer. 2013. 1244 s.
369. Wirth V., Hauck M., Von Brackel W., Cezanne R., De Bruyn U., Dürhammer O., Eichler M., Gnüchtel A., John V., Litterski B., V. Otte, Schiefelbein U., Scholz P., Schultz M., Stordeur R., Feuerer T., Heinrich D. Rote liste und Artenverzeichnis der Flechten und Flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands // Naturschutz und biologische Vielfalt, 2011. V. 70. Nr. 6. S. 7-122.
370. Wirth V., Kirschbaum U. Flechten einfach bestimmen. Quelle & Meyer. 2014. 416 s.
371. Yamamoto Y., Hamade R., Kinoshita Y., Higuchi M., Yoshimura I., Sekiya J., Yamada Y. Biological approaches using lichen-derived cultures: growth and primary metabolism // Symbiosis, 1994. V. 16. P. 203-217.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Список эпифитных лишайников города Калининграда

1. ***Amandinea punctata*** (Hoffm.) Coppins & Scheid. – накипной, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Ulmus laevis*.
2. ***Anaptychia ciliaris*** (L.) Körb. – кустистый, единично встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*.
3. ***Bacidia rubella*** (Hoffm.) A. Massal. – накипной, единично встречающийся, форофит: *Tilia cordata*.
4. ***Buellia griseovirens*** (Turner & Borrer ex Sm.) Almb. – накипной, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*.
5. ***Caloplaca holocarpa*** (Hoffm. ex Ach.) M. Wade – накипной, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*.
6. ***Caloplaca obscurella*** (J. Lahm ex Körb.) Th. Fr. – накипной, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*.
7. ***Candelaria concolor*** (Dicks.) Stein – листоватый (листовато-чешуйчатый), часто встречающийся, форофиты: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*.
8. ***Candelariella reflexa*** (Nyl.) Lettau – накипной, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Ulmus laevis*.
9. ***Candelariella vitellina*** (Hoffm.) Mull. Arg. – накипной, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur*.
10. ***Candelariella xanthostigma*** (Ach.) Lettau – накипной, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Populus nigra*, *Ulmus laevis*, *Quercus robur*.
11. ***Cladonia coniocraea*** (Flörke) Spreng. – кустистый, единично встречающийся, форофит: *Acer rubrum* L.
12. ***Cladonia fimbriata*** (L.) Fr. – кустистый, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Populus nigra*.

13. ***Evernia prunastri*** (L.) Ach. – кустистый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*.
14. ***Flavoparmelia caperata*** (L.) Hale – листоватый, единично встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
15. ***Hyperphyscia adglutinata*** (Flörke) H. Mayrhofer & Poelt – листоватый, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*.
16. ***Hypocenomyce scalaris*** (Ach.) M. Choisy – накипной (чешуйчатый), часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur*.
17. ***Hypogymnia physodes*** (L.) Nyl. – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*.
18. ***Hypogymnia tubulosa*** (Schaer.) Hav. – листоватый, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.
19. ***Lecania cyrtella*** (Ach.) Th. Fr. – накипной, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.
20. ***Lecania fuscella*** (Schaer.) A. Massal. – накипной, единично встречающийся, форофит: *Liriodendron tulipifera* L.
21. ***Lecania naegelii*** (Hepp) Diederich & Van den Boom – накипной, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Ulmus laevis*.
22. ***Lecanora carpinea*** (L.) Vain. – накипной, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.
23. ***Lecanora chlarotera*** Nyl. – накипной, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.
24. ***Lecanora conizaeoides*** Nyl. ex Cromb. – накипной, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*.
25. ***Lecanora dispersa*** (Pers.) Sommerf. – накипной, редко встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
26. ***Lecanora expallens*** Ach. – накипной, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Ulmus laevis*, *Quercus robur*.

27. ***Lecanora hagenii*** (Ach.) Ach. – накипной, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*.
28. ***Lecanora muralis*** (Schreb.) Rabenh. – накипной (диморфный), единично встречающийся, форофит: *Tilia cordata*.
29. ***Lecanora saligna*** (Schrad.) Zahlbr. – накипной, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*.
30. ***Lecanora symmicta*** (Ach.) Ach. – накипной, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.
31. ***Lecidella elaeochroma*** (Ach.) M. Choisy – накипной, единично встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*.
32. ***Lepraria incana*** (L.) Ach. – накипной, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Ulmus laevis*, *Aesculus hippocastanum*.
33. ***Lepraria rigidula*** (B. de Lesd.) Tønsberg – накипной, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*.
34. ***Melanelixia fuliginosa*** (Fr. ex Duby) O. Blanco & al. – листоватый, редко встречающийся, форофит: *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*.
35. ***Melanelixia subaurifera*** (Nyl.) O. Blanco & al. – листоватый, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Ulmus laevis*.
36. ***Melanohalea elegantula*** (Zahlbr.) O. Blanco & al. – листоватый, редко встречающийся, форофит: *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*.
37. ***Melanohalea exasperatula*** (Nyl.) O. Blanco & al. – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*.
38. ***Parmelia sulcata*** Taylor – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.
39. ***Parmelina tiliacea*** (Hoffm.) Hale – листоватый, единично встречающийся, форофит: *Quercus robur*.
40. ***Parmeliopsis ambigua*** (Wulfen) Nyl. – листоватый, единично встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
41. ***Pertusaria albescens*** (Huds.) M. Choisy & Werner – накипной, единично встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*.

42. ***Phaeophyscia nigricans*** (Flörke) Moberg – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

43. ***Phaeophyscia orbicularis*** (Neck.) Moberg – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

44. ***Phlyctis argena*** (Spreng.) Flot. – накипной, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

45. ***Physcia adscendens*** (Fr.) H. Olivier – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

46. ***Physcia aipolia*** (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. – листоватый, редко встречающийся, форофит: *Tilia cordata*, *Acer pseudoplatanus*.

47. ***Physcia caesia*** (Hoffm.) Fűrnr. – листоватый, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.

48. ***Physcia dubia*** (Hoffm.) Lettau – листоватый, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Populus nigra*.

49. ***Physcia stellaris*** (L.) Nyl. – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Populus nigra*.

50. ***Physcia tenella*** (Scop.) DC. – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

51. ***Physconia distorta*** (With.) J. R. Laundon – листоватый, единично встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*.

52. ***Physconia enteroxantha*** (Nyl.) Poelt. – листоватый, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

53. ***Physconia grisea*** (Lam.) Poelt – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

54. ***Physconia perisidiosa*** (Erichsen) Moberg – листоватый, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra*.
55. ***Platismatia glauca*** (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb. – листоватый, единично встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
56. ***Pleurosticta acetabulum*** (Neck.) Elix & Lumbsch – листоватый, единично встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
57. ***Pseudevernia furfuracea*** (L.) Zopf – кустистый, единично встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
58. ***Punctelia jeckeri*** (Roum.) Kalb – листоватый, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*.
59. ***Punctelia subrudecta*** (Nyl.) Krog – листоватый, редко встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*.
60. ***Ramalina farinacea*** (L.) Ach. – кустистый, часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Quercus robur*.
61. ***Ramalina fraxinea*** (L.) Ach. – кустистый, единично встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*.
62. ***Strangospora pinicola*** (A. Massal.) Körb. – накипной, спорадически встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*.
63. ***Tuckermannopsis chlorophylla*** (Willd.) Hale – листоватый, спорадически встречающийся, форофит: *Acer platanoides*, *Quercus robur*.
64. ***Usnea dasypoga*** (Ach.) Nyl. – кустистый, единично встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
65. ***Usnea hirta*** (L.) F. H. Wigg. – кустистый, редко встречающийся, форофит: *Acer platanoides*.
66. ***Xanthoria candelaria*** (L.) Th. Fr. – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*.
67. ***Xanthoria parietina*** (L.) Th. Fr. – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.
68. ***Xanthoria polycarpa*** (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber – листоватый, очень часто встречающийся, форофит: *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer saccharinum*, *Acer negundo*, *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Aesculus hippocastanum*, *Ulmus laevis*.

Систематическая структура эпифитных лишайников города Калининграда

Систематическая структура	Число видов
Отдел ASCOMYCOTA Caval.-Sm. Подотдел PEZIZOMYCOTINA O. E. Erikss. & Winka Класс LECANOROMYCETES O. E. Erikss. & Winka Подкласс CANDELARIOMYCETIDAE Miadl. et al. ex Timdal & M. Westb. Порядок Candelariales Miadl., Lutzoni & Lumbsch	
Семейство <u>Candelariaceae</u> Nakul.	4
<i>Candelaria</i> A. Massal.	1
<i>Candelariella</i> Müll. Arg.	3
Подкласс LECANOROMYCETIDAE P. M. Kirk, P. F. Cannon, J. C. David & Stalpers ex Miadl., Lutzoni & Lumbsch Порядок Caliciales Bessey	
Семейство <u>Caliciaceae</u> Chevall.	2
<i>Amandinea</i> M. Choisy ex Scheid. & H. Mayrhofer	1
<i>Buellia</i> De Not.	1
Семейство <u>Physciaceae</u> Zahlbr.	14
<i>Anaptychia</i> Körb.	1
<i>Hyperphyscia</i> Müll. Arg.	1
<i>Phaeophyscia</i> Moberg	2
<i>Physcia</i> (Schreb.) Michaux.	6
<i>Physconia</i> Poelt	4
Порядок Lecanorales Nannf.	
Семейство <u>Cladoniaceae</u> Zenker	2
<i>Cladonia</i> Hill ex P. Browne	2
Семейство <u>Lecanoraceae</u> Körb.	10
<i>Lecanora</i> Ach.	9
<i>Lecidella</i> Körb.	1
Семейство <u>Parmeliaceae</u> Zenker	19
<i>Evernia</i> Ach.	1
<i>Flavoparmelia</i> Hale	1
<i>Hypogymnia</i> (Nyl.) Nyl.	2
<i>Melanelixia</i> O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch	2
<i>Melanohalea</i> O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch	2
<i>Parmelia</i> Ach.	1
<i>Parmelina</i> Hale	1
<i>Parmeliopsis</i> (Nyl.) Nyl.	1
<i>Platismatia</i> W. L. Culb. & C. F. Culb.	1
<i>Pleurosticta</i> Petr.	1
<i>Pseudevernia</i> Zopf	1
<i>Punctelia</i> Krog	2

<i>Tuckermannopsis</i> Gyeln.	1
<i>Usnea</i> Dill. ex Adans.	2
Семейство <u>Ramalinaceae</u> C. Agardh	6
<i>Bacidia</i> De Not.	1
<i>Lecania</i> A. Massal.	3
<i>Ramalina</i> Ach.	2
Семейство <u>Stereocaulaceae</u> Chevall.	2
<i>Lepraria</i> Ach.	2
Порядок Teloschistales D. Hawksw. & O. E. Erikss.	
Семейство <u>Teloschistaceae</u> Zahlbr.	5
Подсемейство Caloplacoideae Arup, Søchting & Frödén	
<i>Caloplaca</i> Th. Fr.	2
Подсемейство Xanthorioideae Arup, Søchting & Frödén	
<i>Xanthoria</i> (Fr.) Th. Fr.	3
Подкласс OSTROPOMYCETIDAE Reeb, Lutzoni & Cl. Roux	
Порядок Ostropales Nannf.	
Семейство <u>Phlyctidaceae</u> Poelt & Vězda ex J. C. David & D. Hawksw.	1
<i>Phlyctis</i> (Wallr.) Flot.	1
Порядок Pertusariales M. Choisy ex D. Hawksw. & O. E. Erikss.	
Семейство <u>Pertusariaceae</u> Körb. ex Körb.	1
<i>Pertusaria</i> DC.	1
Подкласс UMBILICARIOMYCETIDAE Bendiksby, Hestmark & Timdal	
Порядок Umbilicariales J. C. Wei & Q. M. Zhou	
Семейство <u>Ophioparmaceae</u> R. W. Rogers & Hafellner	1
<i>Hypocenomyce</i> M. Choisy	1
Подотдел PEZIZOMYCOTINA , семейства неопределенного положения	
Семейство <u>Strangosporaceae</u> S.Stenroos, Miądl. & Lutzoni	1
<i>Strangospora</i> Körb.	1

Распределение лишайников города Калининграда и фоновых территорий по географическим элементам и типам ареала

Вид	Географический элемент	Тип ареала
<i>Amandinea punctata</i>	бореальный	мультирегиональный
<i>Anaptychia ciliaris</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Bacidia rubella</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Buellia griseovirens</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Caloplaca holocarpa</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Caloplaca obscurella</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Candelaria concolor</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Candelariella reflexa</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Candelariella vitellina</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Candelariella xanthostigma</i>	неморальный	голарктический
<i>Cladonia coniocraea</i>	бореальный	мультирегиональный
<i>Cladonia fimbriata</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Evernia prunastri</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Flavoparmelia caperata</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Graphis scripta</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Hyperphyscia adglutinata</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	бореальный	голарктический
<i>Hypogymnia physodes</i>	бореальный	мультирегиональный
<i>Hypogymnia tubulosa</i>	бореальный	голарктический
<i>Lecania cyrtella</i>	бореальный	голарктический
<i>Lecania fuscella</i>	бореальный	голарктический
<i>Lecania naegeli</i>	бореальный	голарктический
<i>Lecanora allophana</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Lecanora argentata</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Lecanora carpineae</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Lecanora chlorotera</i>	неморальный	голарктический
<i>Lecanora conizaeoides</i>	бореальный	голарктический
<i>Lecanora dispersa</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Lecanora expallens</i>	бореальный	европейский
<i>Lecanora hagenii</i>	мультизональный	голарктический
<i>Lecanora muralis</i>	мультизональный	голарктический
<i>Lecanora saligna</i>	бореальный	евразиатский
<i>Lecanora symmicta</i>	бореальный	голарктический
<i>Lecidella elaeochroma</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Lepraria incana</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Lepraria rigidula</i>	бореальный	голарктический
<i>Melanelixia fuliginosa</i>	неморальный	голарктический
<i>Melanelixia subaurifera</i>	бореальный	голарктический

<i>Melanohalea elegantula</i>	бореальный	голарктический
<i>Melanohalea exasperatula</i>	бореальный	голарктический
<i>Parmelia sulcata</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Parmelina tiliacea</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	бореальный	голарктический
<i>Pertusaria albescens</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	неморальный	голарктический
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Phlyctis argena</i>	неморальный	голарктический
<i>Physcia adscendens</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Physcia aipolia</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Physcia caesia</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Physcia dubia</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Physcia stellaris</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Physcia tenella</i>	неморальный	голарктический
<i>Physconia distorta</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Physconia enteroxantha</i>	неморальный	голарктический
<i>Physconia grisea</i>	неморальный	голарктический
<i>Physconia perisidiosa</i>	неморальный	голарктический
<i>Platismatia glauca</i>	бореальный	мультирегиональный
<i>Pleurosticta acetabulum</i>	неморальный	евразиатско-североафриканский
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	бореальный	мультирегиональный
<i>Punctelia jeckeri</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Punctelia subrudecta</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Ramalina farinacea</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Ramalina fastigiata</i>	неморальный	евразиатский
<i>Ramalina fraxinea</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Strangospora pinicola</i>	бореальный	голарктический
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i>	бореальный	мультирегиональный
<i>Usnea dasypoga</i>	бореальный	голарктический
<i>Usnea hirta</i>	бореальный	голарктический
<i>Xanthomendoza fulva</i>	мультизональный	голарктический
<i>Xanthoria candelaria</i>	мультизональный	мультирегиональный
<i>Xanthoria parietina</i>	неморальный	мультирегиональный
<i>Xanthoria polycarpa</i>	бореальный	голарктический

Список эпифитных лишайников фоновых территорий

Вид	Фоновая территория		
	Ф1*	Ф2	Ф3
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	+		+
<i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körb.			+
<i>Bacidia rubella</i> (Hoffm.) A. Massal.			+
<i>Buellia griseovirens</i> (Turner & Borrer ex Sm.) Almb.	+	+	+
<i>Caloplaca holocarpa</i> (Hoffm. ex Ach.) M. Wade			+
<i>Candelariella reflexa</i> (Nyl.) Lettau	+		+
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Mull. Arg.			+
<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	+		+
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	+	+	
<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach.		+	
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	+	+	
<i>Lecania naegelii</i> (Hepp) Diederich & Van den Boom	+		+
<i>Lecanora allophana</i> Nyl.			+
<i>Lecanora argentata</i> (Ach.) Malme		+	
<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	+		+
<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.	+	+	+
<i>Lecanora expallens</i> Ach.	+	+	+
<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.	+		+
<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	+		
<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	+	+	
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.	+	+	+
<i>Melanelixia fuliginosa</i> (Fr. ex Duby) O. Blanco & al.	+	+	
<i>Melanelixia subaurifera</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	+		
<i>Melanohalea exasperatula</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	+		+
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	+	+	+
<i>Phaeophyscia nigricans</i> (Flörke) Moberg	+		+
<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg	+		+
<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.	+	+	+
<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier	+		+
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Fűrnr.			+
<i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC.	+	+	+
<i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt.	+		+
<i>Physconia grisea</i> (Lam.) Poelt			+
<i>Physconia perisidiosa</i> (Erichsen) Moberg			+

* Ф1 – фоновая территория на северо-восточной окраине города Зеленоградска, в основании Куршской косы; Ф2 – в лесопарковой зоне на территории города Светлогорска; Ф3 – придорожная аллея деревьев вдоль дороги пос. Большаково – пос. Гастеллово Славского района.

<i>Pleurosticta acetabulum</i> (Neck.) Elix & Lumbsch			+
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	+	+	+
<i>Ramalina fastigiata</i> (Pers.) Ach.	+		+
<i>Ramalina fraxinea</i> (L.) Ach.			+
<i>Strangospora pinicola</i> (A. Massal.) Körb.	+		
<i>Xanthomendoza fulva</i> (Hoffm.) Søchting, Kärnefelt & S. Kondr.			+
<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th. Fr.	+		+
<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	+	+	+
<i>Xanthoria polycarpa</i> (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	+		+
<i>Всего видов</i>	<i>30</i>	<i>15</i>	<i>34</i>

Систематическая структура эпифитных лишайников фоновых территорий

Систематическая структура	Число видов
Отдел ASCOMYCOTA Caval.-Sm.	
Подотдел PEZIZOMYCOTINA O. E. Erikss. & Winka	
Класс LECANOROMYCETES O. E. Erikss. & Winka	
Подкласс CANDELARIOMYCETIDAE Miadl. et al. ex Timdal & M.Westb.	
Порядок Candelariales Miadl., Lutzoni & Lumbsch	
Семейство <u>Candelariaceae</u> Nakul.	3
<i>Candelariella</i> Müll. Arg.	3
Подкласс LECANOROMYCETIDAE P. M. Kirk, P. F. Cannon, J. C. David & Stalpers ex Miadl., Lutzoni & Lumbsch	
Порядок Caliciales Bessey	
Семейство <u>Caliciaceae</u> Chevall.	2
<i>Amandinea</i> M. Choisy ex Scheid. & H. Mayrhofer	1
<i>Buellia</i> De Not.	1
Семейство <u>Physciaceae</u> Zahlbr.	9
<i>Anaptychia</i> Körb.	1
<i>Phaeophyscia</i> Moberg	2
<i>Physcia</i> (Schreb.) Michaux.	3
<i>Physconia</i> Poelt	3
Порядок Lecanorales Nannf.	
Семейство <u>Lecanoraceae</u> Körb.	8
<i>Lecanora</i> Ach.	7
<i>Lecidella</i> Körb.	1
Семейство <u>Parmeliaceae</u> Zenker	7
<i>Evernia</i> Ach.	1
<i>Hypogymnia</i> (Nyl.) Nyl.	1
<i>Melanelixia</i> O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch	2
<i>Melanohalea</i> O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch	1
<i>Parmelia</i> Ach.	1
<i>Pleurosticta</i> Petr.	1
Семейство <u>Ramalinaceae</u> C. Agardh	5
<i>Bacidia</i> De Not.	1
<i>Lecania</i> A. Massal.	1
<i>Ramalina</i> Ach.	3
Семейство <u>Stereocaulaceae</u> Chevall.	1
<i>Lepraria</i> Ach.	1

Порядок Teloschistales D. Hawksw. & O. E. Erikss.	
Семейство <u>Teloschistaceae</u> Zahlbr.	5
Подсемейство Caloplacoideae Arup, Söchting & Frödén	
Caloplaca Th. Fr.	1
Подсемейство Xanthorioideae Arup, Söchting & Frödén	
Xanthomendoza S.Y.Kondr. & Kärnefelt	1
Xanthoria (Fr.) Th. Fr.	3
Подкласс OSTROPOMYCETIDAE Reeb, Lutzoni & Cl. Roux	
Порядок Ostropales Nannf.	
Семейство <u>Graphidaceae</u> Dumort.	1
Подсемейство Graphidoideae Rivas Plata, Lücking & Lumbsch	
Graphis Adans.	1
Семейство <u>Phlyctidaceae</u> Poelt & Vězda ex J. C. David & D. Hawksw.	1
Phlyctis (Wallr.) Flot.	1
Подотдел PEZIZOMYCOTINA , семейства неопределенного положения	
Семейство <u>Strangosporaceae</u> S.Stenroos, Miądl. & Lutzoni	1
Strangospora Körb.	1

Сравнение видового разнообразия эпифитных лишайников города Калининграда с историческими данными и фоновыми территориями

Вид	Лихенофлора		
	Калининград	Исторические данные	Фоновые территории
<i>Amandinea punctata</i>	+	+	+
<i>Anaptychia ciliaris</i>	+		+
<i>Arthrosporum populorum</i>		+	
<i>Bacidia rubella</i>	+		+
<i>Buellia griseovirens</i>	+		+
<i>Calicium lichenoides</i>		+	
<i>Caloplaca cerina</i>		+	
<i>Caloplaca holocarpa</i>	+		+
<i>Caloplaca obscurella</i>	+		
<i>Candelaria concolor</i>	+		
<i>Candelariella reflexa</i>	+		+
<i>Candelariella vitellina</i>	+		+
<i>Candelariella xanthostigma</i>	+	+	+
<i>Cladonia coniocraea</i>	+		
<i>Cladonia fimbriata</i>	+	+	
<i>Diplozomma epipolium</i>		+	
<i>Evernia prunastri</i>	+		+
<i>Flavoparmelia caperata</i>	+		
<i>Graphis scripta</i>			+
<i>Hyperphyscia adglutinata</i>	+		
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	+	+	
<i>Hypogymnia physodes</i>	+	+	+
<i>Hypogymnia tubulosa</i>	+		
<i>Hypotrachyna revoluta</i>		+	
<i>Lecania cyrtella</i>	+		
<i>Lecania fuscella</i>	+		
<i>Lecania naegelii</i>	+		+
<i>Lecanora allophana</i>		+	+
<i>Lecanora argentata</i>			+
<i>Lecanora carpinea</i>	+		+
<i>Lecanora chlarotera</i>	+		+
<i>Lecanora conizaeoides</i>	+		
<i>Lecanora dispersa</i>	+		
<i>Lecanora expallens</i>	+		+
<i>Lecanora hagenii</i>	+		+
<i>Lecanora muralis</i>	+		
<i>Lecanora saligna</i>	+	+	

<i>Lecanora sambuci</i>		+	
<i>Lecanora symmicta</i>	+		+
<i>Lecidella elaeochroma</i>	+		+
<i>Lepraria incana</i>	+	+	+
<i>Lepraria rigidula</i>	+		
<i>Melanelixia fuliginosa</i>	+		+
<i>Melanelixia subaurifera</i>	+		+
<i>Melanohalea elegantula</i>	+		
<i>Melanohalea exasperatula</i>	+		+
<i>Parmelia sulcata</i>	+		+
<i>Parmelina tiliacea</i>	+	+	
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	+		
<i>Pertusaria albescens</i>	+		
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	+		+
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	+		+
<i>Phlyctis argena</i>	+		+
<i>Physcia adscendens</i>	+	+	+
<i>Physcia aipolia</i>	+		
<i>Physcia caesia</i>	+		+
<i>Physcia dubia</i>	+		
<i>Physcia stellaris</i>	+		
<i>Physcia tenella</i>	+		+
<i>Physconia distorta</i>	+	+	
<i>Physconia enteroxantha</i>	+		+
<i>Physconia grisea</i>	+		+
<i>Physconia perisidiosa</i>	+		+
<i>Platismatia glauca</i>	+		
<i>Pleurosticta acetabulum</i>	+	+	+
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	+		
<i>Punctelia jeckeri</i>	+		
<i>Punctelia subrudecta</i>	+		
<i>Ramalina farinacea</i>	+		+
<i>Ramalina fastigiata</i>		+	+
<i>Ramalina fraxinea</i>	+		+
<i>Strangospora pinicola</i>	+		+
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i>	+	+	
<i>Usnea dasypoga</i>	+		
<i>Usnea hirta</i>	+		
<i>Xanthomendoza fulva</i>			+
<i>Xanthoria candelaria</i>	+		+
<i>Xanthoria parietina</i>	+		+
<i>Xanthoria polycarpa</i>	+		+

Встречаемость лишайников по квадратам в городе Калининграде

Таблица 1 - Встречаемость лишайников в квадратах D - H

Вид	Квадраты																			
	D-11	F-12	F-13	F-14	F-15	F-16	F-17	F-5	G-12	G-13	G-14	G-15	G-16	G-17	H-12	H-13	H-14	H-15	H-16	H-17
Виды-индикаторы эвтрофикации																				
<i>Caloplaca holocarpa</i>					+								+						+	
<i>Caloplaca obscurella</i>	+																			
<i>Hyperphyscia adglutinata</i>					+					+				+						+
<i>Lecanora dispersa</i>													+							
<i>Lecanora hagenii</i>	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecanora muralis</i>																				
<i>Lecanora saligna</i>					+		+			+				+						+
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physcia adscendens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physcia caesia</i>				+			+			+		+								
<i>Physcia dubia</i>			+	+	+					+	+			+			+	+	+	+
<i>Physcia tenella</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physconia enteroxantha</i>	+			+	+	+			+	+			+							+
<i>Physconia grisea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Xanthoria candelaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xanthoria parietina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xanthoria polycarpa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Всего</i>	11	9	9	12	14	10	11	9	10	13	10	10	12	12	9	8	10	10	10	12

Продолжение таблицы 1

[illegible]

Окончание таблицы 1

<i>Lepraria incana</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Lepraria rigidula</i>	+							+												
<i>Melanelixia fuliginosa</i>								+				+								
<i>Melanelixia subaurifera</i>	+	+		+		+	+	+	+	+		+		+		+		+	+	+
<i>Melanohalea elegantula</i>	+								+											
<i>Melanohalea exasperatula</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Parmelia sulcata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Parmelina tiliacea</i>										+										
<i>Parmeliopsis ambigua</i>																	+			
<i>Pertusaria albescens</i>															+					
<i>Phlyctis argena</i>	+	+						+		+					+				+	
<i>Physcia aipolia</i>																				
<i>Physcia stellaris</i>	+		+	+			+			+	+		+	+				+	+	
<i>Physconia distorta</i>																				
<i>Physconia perisidiosa</i>							+													
<i>Platismatia glauca</i>																	+			
<i>Pleurosticta acetabulum</i>																				
<i>Pseudevernia furfuracea</i>																	+			
<i>Punctelia jeckeri</i>											+								+	
<i>Punctelia subrudecta</i>															+					
<i>Ramalina farinacea</i>				+		+	+	+	+		+	+				+				+
<i>Ramalina fraxinea</i>																				
<i>Strangospora pinicola</i>						+					+	+	+							+
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i>		+				+											+	+		
<i>Usnea dasypoga</i>																	+			
<i>Usnea hirta</i>						+											+			
<i>Всего</i>	21	14	16	13	11	18	13	18	14	16	15	14	11	19	9	24	8	12	11	14

Таблица 2 - Встречаемость лишайников в квадратах I - P

Вид	Квадраты																		
	I-14	I-15	I-16	I-17	J-13	J-14	J-15	J-16	K-12	K-14	K-16	K-17	L-12	L-13	L-14	L-15	L-16	L-17	P-5
Виды-индикаторы эвтрофикации																			
<i>Caloplaca holocarpa</i>																			
<i>Caloplaca obscurella</i>																			+
<i>Hyperphyscia adglutinata</i>																			
<i>Lecanora dispersa</i>				+															
<i>Lecanora hagenii</i>	+	+		+	+			+		+			+					+	+
<i>Lecanora muralis</i>															+				
<i>Lecanora saligna</i>				+	+				+			+							+
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physcia adscendens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physcia caesia</i>						+												+	
<i>Physcia dubia</i>	+										+		+						
<i>Physcia tenella</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Physconia enteroxantha</i>		+	+	+				+				+						+	+
<i>Physconia grisea</i>	+	+		+	+		+	+		+	+	+		+		+		+	+
<i>Xanthoria candelaria</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	
<i>Xanthoria parietina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xanthoria polycarpa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+			+	
<i>Всего</i>	10	10	8	11	10	8	8	10	8	9	8	10	9	8	8	6	5	11	10

Продолжение таблицы 2

[illegible]

<i>Lecidella elaeochroma</i>																			+
<i>Lepraria incana</i>		+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+	+	+
<i>Lepraria rigidula</i>																			
<i>Melanelixia fuliginosa</i>		+																	
<i>Melanelixia subaurifera</i>		+						+		+		+							
<i>Melanohalea elegantula</i>		+																	
<i>Melanohalea exasperatula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+			
<i>Parmelia sulcata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Parmelina tiliacea</i>																			
<i>Parmeliopsis ambigua</i>																			
<i>Pertusaria albescens</i>																			
<i>Phlyctis argena</i>	+							+										+	+
<i>Physcia aipolia</i>								+		+									
<i>Physcia stellaris</i>	+	+	+	+				+		+	+				+	+		+	
<i>Physconia distorta</i>																			+
<i>Physconia perisidiosa</i>																			+
<i>Platismatia glauca</i>																			
<i>Pleurosticta acetabulum</i>					+														
<i>Pseudevernia furfuracea</i>																			
<i>Punctelia jeckeri</i>																		+	
<i>Punctelia subrudecta</i>										+									
<i>Ramalina farinacea</i>		+						+	+				+						
<i>Ramalina fraxinea</i>																			+
<i>Strangospora pinicola</i>		+						+											
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i>																			
<i>Usnea dasypoga</i>																			
<i>Usnea hirta</i>																			
<i>Всего</i>	12	18	4	14	9	8	7	21	9	11	4	7	11	7	8	7	4	11	13

**Значение разнообразия лишайников и индекс качества воздуха в исследованных
квадратах города Калининграда и фоновых территорий**

Квадрат	Число видов			Значение разнообразия лишайников		Индекс качества воздуха (LGI)
	видов-индикаторов эвтрофикации	референтных	всего	виды-индикаторы эвтрофикации (FDW _{Eu})	референтные виды (FDW _{Ref})	
Город Калининград						
D-11	11	20	31	53,4	55,9	3.E5
F-12	9	14	23	49,6	35,2	3.E5
F-13	9	15	24	75,2	18,8	1.E5
F-14	11	14	35	79,9	24,9	1.E5
F-15	13	12	25	75,2	16,6	1.E5
F-16	10	18	28	56,5	42,9	2.E5
F-17	11	13	24	60,5	17,1	1.E5
F-5	9	18	27	40,6	63,4	3.E5
G-12	10	14	24	55,8	38,8	2.E5
G-13	12	16	28	56,7	33,0	2.E5
G-14	10	16	26	69,7	28,1	1.E5
G-15	10	14	24	91,6	27,1	1.E5
G-16	11	12	23	80,4	23,9	1.E5
G-17	11	19	30	81,1	31,5	1.E5
H-12	9	9	18	59,8	21,1	2.E5
H-13	8	24	32	45,7	92,5	4.E5
H-14	10	8	18	81,0	22,7	1.E5
H-15	10	12	22	79,4	13,1	1.E5
H-16	10	11	21	70,0	14,1	1.E5
H-17	11	16	27	69,7	24,3	1.E5
I-14	10	12	22	71,8	15,4	1.E5
I-15	10	19	29	73,9	23,8	1.E5
I-16	7	5	12	40,8	3,0	1.E5
I-17	10	15	25	84,5	18,0	1.E5
J-13	10	9	19	46,5	13,5	2.E5
J-14	8	8	16	50,9	11,8	1.E5
J-15	9	12	21	52,2	19,4	2.E5
J-16	10	21	31	64,9	48,7	2.E5
K-12	7	10	17	20,8	34,4	4.E3
K-14	9	11	20	76,0	11,0	1.E5
K-16	8	4	12	54,4	2,2	1.E5
K-17	9	8	17	60,0	11,8	1.E5
L-12	8	11	19	45,8	46,6	3.E5

L-13	8	7	15	30,4	38,6	3.E4
L-14	8	8	16	54,6	8,0	1.E5
L-15	6	7	13	50,2	4,8	1.E5
L-16	5	3	8	46,6	7,6	1.E5
L-17	11	11	22	70,2	22,2	1.E5
P-5	9	12	21	43,5	16,8	2.E5
Фоновые территории						
Φ1	9	21	30	37,4	83,2	4.E4
Φ2	2	13	15	0,4	65,6	5.E1
Φ3	12	22	34	52,7	76,6	3.E5

**Среднее содержание фотосинтетических пигментов и значение коэффициента
феофитинизации в талломах *Parmelia sulcata* в обследованных квадратах в городе
Калининграде и на фоновых территориях**

Квадрат	Содержание пигментов, мг/г воздушно-сухой массы ($x \pm \sigma$)		Коэффициент феофитинизации ($x \pm \sigma$)
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	
Город Калининград			
D-11	2,88 ± 0,43	0,52 ± 0,05	0,95 ± 0,03
F-12	3,46 ± 1,12	0,68 ± 0,26	0,94 ± 0,03
F-13	2,87 ± 0,50	0,75 ± 0,11	0,93 ± 0,02
F-14	3,42 ± 0,54	0,75 ± 0,07	0,79 ± 0,07
F-15	3,10 ± 0,68	0,75 ± 0,13	0,94 ± 0,04
F-16	2,59 ± 0,30	0,68 ± 0,06	0,93 ± 0,05
F-17	3,24 ± 0,70	0,83 ± 0,14	0,96 ± 0,05
F-5	3,23 ± 0,54	0,61 ± 0,09	0,94 ± 0,04
G-12	3,06 ± 0,85	0,65 ± 0,15	0,96 ± 0,02
G-13	2,80 ± 0,36	0,71 ± 0,06	0,91 ± 0,03
G-14	3,41 ± 0,65	0,72 ± 0,07	0,81 ± 0,09
G-15	2,94 ± 0,54	0,57 ± 0,19	0,81 ± 0,06
G-16	3,45 ± 0,58	0,72 ± 0,16	0,76 ± 0,05
G-17	2,83 ± 0,58	0,71 ± 0,12	0,93 ± 0,03
H-12	4,32 ± 0,76	0,97 ± 0,25	0,97 ± 0,04
H-13	1,81 ± 0,23	0,57 ± 0,07	0,90 ± 0,02
H-14	2,64 ± 0,48	0,54 ± 0,14	0,74 ± 0,05
H-15	3,17 ± 0,67	0,77 ± 0,18	0,75 ± 0,06
H-16	3,55 ± 0,57	0,63 ± 0,14	1,06 ± 0,04
H-17	3,16 ± 0,65	0,72 ± 0,09	0,95 ± 0,06
I-14	3,73 ± 0,45	0,70 ± 0,11	0,88 ± 0,12
I-15	3,42 ± 0,67	0,74 ± 0,17	0,76 ± 0,08
I-16	3,61 ± 0,62	0,73 ± 0,09	0,86 ± 0,07
I-17	2,63 ± 0,66	0,63 ± 0,12	0,94 ± 0,03
J-13	3,47 ± 0,62	0,81 ± 0,16	0,94 ± 0,05
J-14	3,54 ± 0,72	0,77 ± 0,13	0,99 ± 0,07
J-15	3,43 ± 0,53	0,73 ± 0,10	0,96 ± 0,06
J-16	3,62 ± 0,51	0,85 ± 0,11	0,99 ± 0,02
K-12	4,19 ± 1,10	0,65 ± 0,16	0,94 ± 0,04
K-14	3,48 ± 0,40	0,57 ± 0,08	0,96 ± 0,04
K-16	3,56 ± 0,71	0,63 ± 0,14	0,96 ± 0,06
K-17	4,07 ± 0,40	0,73 ± 0,09	0,99 ± 0,03
L-12	2,78 ± 0,50	0,51 ± 0,06	0,96 ± 0,04
L-13	4,32 ± 1,14	0,73 ± 0,11	0,94 ± 0,04
L-14	4,61 ± 0,65	0,71 ± 0,07	1,01 ± 0,05
L-15	3,53 ± 0,48	0,56 ± 0,11	0,96 ± 0,03

Окончание приложения 9

L-16	$3,74 \pm 0,43$	$0,59 \pm 0,06$	$0,97 \pm 0,03$
L-17	$3,25 \pm 0,71$	$0,53 \pm 0,09$	$0,97 \pm 0,03$
P-5	$2,05 \pm 0,59$	$0,48 \pm 0,07$	$0,89 \pm 0,04$
Фоновые территории			
Φ1	$1,55 \pm 0,40$	$0,44 \pm 0,10$	$0,72 \pm 0,05$
Φ2	$1,03 \pm 0,13$	$0,27 \pm 0,05$	$0,85 \pm 0,01$
Φ3	$2,05 \pm 0,45$	$0,47 \pm 0,12$	$0,77 \pm 0,08$

Среднее процентное содержание азота, углерода и фосфора в талломах *Parmelia sulcata* в обследованных квадратах в городе Калининграде и на фоновых территориях

Квадрат	Содержание элементов, % ($\bar{x} \pm \sigma$)			Отношения элементов	
	Азот (N)	Углерод (C)	Фосфор (P)	C/N	N/P
Город Калининград					
D-11	1,87 ± 0,39	43,48 ± 0,56	0,80 ± 0,18	24,18 ± 5,07	2,45 ± 0,84
F-12	2,31 ± 0,67	41,27 ± 5,02	0,67 ± 0,32	19,61 ± 8,40	3,99 ± 1,93
F-13	2,22 ± 0,44	42,72 ± 0,86	0,56 ± 0,22	19,94 ± 4,16	4,90 ± 2,79
F-14	2,72 ± 0,36	43,37 ± 0,92	0,45 ± 0,12	16,19 ± 2,38	6,44 ± 1,83
F-15	2,15 ± 0,43	43,34 ± 1,55	0,65 ± 0,30	19,81 ± 3,81	4,32 ± 2,67
F-16	1,95 ± 0,21	44,12 ± 0,88	0,67 ± 0,26	22,91 ± 2,64	3,67 ± 2,35
F-17	2,43 ± 0,48	43,84 ± 0,67	0,59 ± 0,17	18,73 ± 4,00	4,51 ± 1,66
F-5	2,28 ± 0,14	43,88 ± 0,61	0,49 ± 0,18	19,29 ± 1,22	5,11 ± 1,75
G-12	1,90 ± 0,50	44,00 ± 0,13	0,76 ± 0,21	24,52 ± 6,36	2,76 ± 1,43
G-13	2,13 ± 0,39	43,62 ± 0,53	0,74 ± 0,27	21,27 ± 4,90	3,39 ± 1,77
G-14	2,67 ± 0,46	43,61 ± 0,56	0,58 ± 0,22	16,79 ± 3,04	5,26 ± 2,29
G-15	2,49 ± 0,58	44,36 ± 1,41	0,60 ± 0,30	18,58 ± 3,87	5,17 ± 2,52
G-16	2,67 ± 0,31	43,33 ± 0,89	0,65 ± 0,27	16,43 ± 2,06	4,90 ± 2,20
G-17	2,18 ± 0,42	43,38 ± 0,47	0,49 ± 0,19	20,62 ± 4,31	4,88 ± 1,57
H-12	2,97 ± 0,52	42,89 ± 0,90	0,92 ± 0,45	14,80 ± 2,69	3,88 ± 1,92
H-13	1,49 ± 0,20	44,98 ± 0,24	0,53 ± 0,21	30,73 ± 4,28	3,53 ± 2,04
H-14	2,27 ± 0,44	43,72 ± 2,02	0,62 ± 0,27	19,99 ± 4,41	4,43 ± 2,39
H-15	2,56 ± 0,54	43,71 ± 0,65	0,73 ± 0,26	17,75 ± 3,60	3,99 ± 1,90
H-16	2,77 ± 0,40	43,12 ± 0,92	0,64 ± 0,25	15,88 ± 2,42	4,95 ± 2,03
H-17	2,37 ± 0,51	43,25 ± 1,06	0,58 ± 0,20	18,98 ± 3,93	4,41 ± 1,36
I-14	2,87 ± 0,33	43,17 ± 0,40	0,58 ± 0,26	15,23 ± 1,75	5,72 ± 2,07
I-15	2,59 ± 0,52	43,72 ± 0,51	0,88 ± 0,33	17,61 ± 4,15	3,26 ± 1,35
I-16	2,78 ± 0,57	43,82 ± 1,72	0,66 ± 0,23	16,25 ± 2,86	4,74 ± 1,87
I-17	1,88 ± 0,29	43,72 ± 0,74	0,58 ± 0,17	23,80 ± 3,93	3,48 ± 0,90
J-13	2,44 ± 0,39	43,09 ± 0,78	0,47 ± 0,18	18,03 ± 2,77	6,16 ± 3,45
J-14	2,67 ± 0,42	42,91 ± 0,87	0,56 ± 0,24	16,47 ± 2,81	5,71 ± 2,60
J-15	2,72 ± 0,34	42,72 ± 0,50	0,69 ± 0,28	15,98 ± 2,30	4,33 ± 1,31
J-16	2,20 ± 0,33	43,69 ± 0,45	0,62 ± 0,13	20,24 ± 2,72	3,66 ± 0,85
K-12	2,63 ± 0,64	44,35 ± 0,40	1,13 ± 0,18	17,62 ± 4,08	2,32 ± 0,33
K-14	2,69 ± 0,38	41,98 ± 1,31	0,82 ± 0,24	15,87 ± 2,48	3,64 ± 1,64
K-16	2,74 ± 0,23	41,33 ± 0,94	0,56 ± 0,28	15,16 ± 1,26	5,72 ± 1,99
K-17	2,93 ± 0,51	41,14 ± 1,77	0,80 ± 0,23	14,49 ± 3,42	3,95 ± 1,46
L-12	1,69 ± 0,21	45,07 ± 0,18	0,70 ± 0,16	26,96 ± 2,98	2,56 ± 0,84
L-13	2,67 ± 0,53	44,16 ± 0,74	0,82 ± 0,35	17,06 ± 3,24	3,54 ± 0,87
L-14	3,42 ± 0,15	41,16 ± 1,42	0,73 ± 0,25	12,05 ± 0,28	5,17 ± 1,86
L-15	2,51 ± 0,55	41,59 ± 0,65	0,79 ± 0,24	17,20 ± 3,70	3,59 ± 1,68

L-16	$3,07 \pm 0,26$	$41,46 \pm 1,00$	$0,64 \pm 0,11$	$13,61 \pm 1,30$	$4,89 \pm 0,66$
L-17	$2,10 \pm 0,23$	$42,71 \pm 0,44$	$0,63 \pm 0,26$	$20,48 \pm 2,11$	$3,79 \pm 1,42$
P-5	$1,40 \pm 0,25$	$43,76 \pm 0,71$	$0,42 \pm 0,19$	$32,04 \pm 4,73$	$3,96 \pm 1,71$
Фоновые территории					
Ф1	$1,40 \pm 0,33$	$44,64 \pm 1,16$	$0,44 \pm 0,22$	$33,31 \pm 7,19$	$3,84 \pm 1,68$
Ф2	$0,94 \pm 0,08$	$42,57 \pm 0,94$	$0,69 \pm 0,10$	$45,80 \pm 4,54$	$1,39 \pm 0,24$
Ф3	$1,78 \pm 0,43$	$43,97 \pm 1,15$	$0,45 \pm 0,13$	$26,10 \pm 6,95$	$4,37 \pm 1,71$

Приложение 11

Корреляционная матрица физиологических и биохимических параметров индикаторного вида лишайника

Parmelia sulcata и связь с видовым разнообразием эпифитных лишайников

Параметры (n = 338)	Хлорофилл <i>b</i> , мг/г	Коэффициент феофитинизации хлорофилла	Содержание азота, %	Содержание углерода, %	Содержание фосфора, %	C:N	N:P	Число референтных видов на дерево	Число нитрофитов на дерево
Хлорофилл <i>a</i> , мг/г	0,712**	0,447**	0,841**	-0,210**	0,281**	-0,812**	0,198**	-0,453**	0,040
Хлорофилл <i>b</i> , мг/г		0,281**	0,598**	-0,039	0,146**	-0,616**	0,206**	-0,307**	0,122*
Коэффициент феофитинизации хлорофилла			0,232**	-0,224**	0,174**	-0,238**	-0,049	-0,174**	-0,124*
Содержание азота, %				-0,271**	0,135*	-0,927**	0,411**	-0,480**	0,133*
Содержание углерода, %					-0,082	0,297**	-0,064	0,314**	0,029
Содержание фосфора, %						-0,109*	-0,761**	-0,092	-0,144**
C:N							-0,410**	0,511**	-0,244**
N:P								-0,169**	0,200**
Число референтных видов на дерево									-0,065

Примечания:

** – Корреляция значима на уровне 0,01.

* – Корреляция значима на уровне 0,05.

Приложение 12

Корреляционная матрица химических параметров коры ясеня обыкновенного, физиолого-биохимических параметров

индикаторного вида лишайника *Parmelia sulcata* и видового разнообразия эпифитных лишайников

Параметры (n = 32)	Общий азот, мкг/мг	Аммоний, мкг/мг	Нитрат, мкг/мг	Нитрит, мкг/мг	Удельная электропр оводность, мкСм/см	рН	Число нитрофито в на дерево	Число референтн ых видов на дерево	Число эпифитов на дерево	Длина окружност и ствола, см
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г	0,272	0,134	0,406*	-0,013	0,102	-0,171	0,141	-0,702**	-0,651**	-0,380*
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г	0,006	-0,123	0,184	-0,267	-0,121	-0,274	0,042	-0,527**	-0,511**	-0,157
Содержание азота, %	0,219	0,094	0,345	0,053	-0,019	-0,175	0,179	-0,760**	-0,696**	-0,392*
Общий азот, мкг/мг		0,941**	0,885**	-0,041	0,736**	-0,405*	0,093	-0,264	-0,238	-0,323
Аммоний, мкг/мг			0,677**	0,080	0,679**	-0,451**	0,001	-0,146	-0,149	-0,225
Нитрат, мкг/мг				-0,217	0,669**	-0,265	0,199	-0,375*	-0,315	-0,395*
Нитрит, мкг/мг					-0,041	0,093	0,044	0,095	0,112	0,015
Удельная электро- проводность, мкСм/см						-0,030	-0,236	0,003	-0,080	-0,123
рН							0,098	0,096	0,131	0,270
Число нитрофитов на дерево								-0,173	0,179	-0,297
Число референтных видов на дерево									,938**	0,423*
Число эпифитов на дерево										0,318

Примечания:

** - Корреляция значима на уровне 0,01.

* - Корреляция значима на уровне 0,05.

Приложение 13

Воздействие автотранспортной нагрузки на физиолого-биохимические параметры *Parmelia sulcata* и видовое разнообразие лишайников в функциональных зонах города Калининграда и на фоновых территориях

Функциональные зоны	Автотранспортная нагрузка	Число обследованных форофитов	Содержание в талломе <i>Parmelia sulcata</i>		Среднее число видов лишайников на одном форофите	
			азот, %	хлорофилл <i>a</i> , мг/г	виды-индикаторы эвтрофикации	референтные виды
Городские парки	Фоновая зона	35	$1,92 \pm 0,45$	$2,83 \pm 0,93$	$5,4 \pm 1,6$	$8,3 \pm 3,3$
Жилая зона	Парковка	98	$2,51 \pm 0,48^a$	$3,36 \pm 0,70^a$	$6,1 \pm 1,5^a$	$4,0 \pm 2,3^a$
	Фоновая зона	3	$1,95 \pm 0,04^b$	$2,75 \pm 0,21^a$	$7,0 \pm 1,0^a$	$5,7 \pm 1,5^a$
Рекреационная зона	Высокая	11	$2,81 \pm 0,38^a$	$4,10 \pm 0,78^a$	$5,6 \pm 2,0^a$	$5,4 \pm 2,4^a$
	Парковка	8	$1,97 \pm 0,35^b$	$2,88 \pm 0,38^b$	$7,6 \pm 2,2^a$	$7,8 \pm 4,0^a$
	Фоновая зона	6	$1,85 \pm 0,29^b$	$2,54 \pm 0,44^b$	$7,5 \pm 1,9^a$	$6,5 \pm 3,3^a$
Зона улично-дорожной сети	Высокая	49	$2,92 \pm 0,37^a$	$3,67 \pm 0,72^a$	$6,6 \pm 1,6^a$	$3,4 \pm 1,6^a$
	Умеренная	32	$2,27 \pm 0,61^b$	$3,09 \pm 0,80^a$	$6,2 \pm 1,4^a$	$5,1 \pm 1,9^a$
	Низкая	54	$2,14 \pm 0,47^b$	$2,88 \pm 0,59^a$	$6,3 \pm 1,4^a$	$5,0 \pm 2,8^a$
	Парковка	3	$2,89 \pm 0,27^a$	$3,54 \pm 0,43^a$	$7,0 \pm 1,7^a$	$4,0 \pm 1,0^a$
Лесопарковая зона	Парковка	5	$1,58 \pm 0,38^a$	$1,79 \pm 0,41^a$	$4,4 \pm 1,5^a$	$12,8 \pm 3,6^a$
	Отсутствует	10	$1,08 \pm 0,19^b$	$1,17 \pm 0,21^b$	$2,8 \pm 2,7^a$	$10,0 \pm 1,4^b$
Сельскохозяйственная зона	Низкая	10	$1,78 \pm 0,43$	$2,05 \pm 0,45$	$6,1 \pm 1,4$	$11,1 \pm 2,3$

Примечание: внутри функциональной зоны разными буквами обозначены достоверно различающиеся данные $p < 0,05$.