

Род *Heppia* (*Heppiaceae*) в лишенофлоре России и находка нового для России вида *H. echinulata*

Т. В. Макрый

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, д. 101,
г. Новосибирск, 630090, Россия; makry@nsu.ru

Резюме. Впервые для России указан вид *Heppia echinulata* Marton et Galun, обнаруженный на юго-западном побережье Байкала. Даны описания всех шести известных в настоящее время видов рода *Heppia* и ключ для их определения. Для четырех видов, встречающихся на территории России [*H. adglutinata* (Kremp.) A. Massal., *H. echinulata*, *H. lutosa* (Ach.) Nyl., *H. solorinoides* (Nyl.) Nyl.], приведены местонахождения. Рассмотрены вопросы систематики, таксономии, экологии и географического распространения видов рода *Heppia*. Показано, что по разнообразию видов *Heppia* Байкальская Сибирь лишь немного уступает Средиземноморской флористической области, имея с ней четыре общих вида, в том числе два субтропических. Это указывает на древние флористические связи между двумя регионами, которые были объединены общим пространством формирования аридной пустынно-степной евразийско-североафриканской флоры.

Ключевые слова: лишайники, *Heppia*, таксономия, экология, распространение, Байкальская Сибирь, Россия.

The genus *Heppia* (*Heppiaceae*) in the lichen flora of Russia and the finding of *H. echinulata*, a new species for Russia

T. V. Makryi

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya Str., 101,
Novosibirsk, 630090, Russia; makry@nsu.ru

Abstract. *Heppia echinulata* Marton et Galun is found for the first time in Russia on the south-western coast of Baikal Lake. The descriptions of all six presently known *Heppia* species and a key for their identification are provided. The localities for four Russian species found on the south-western coast of Baikal Lake [*H. adglutinata* (Kremp.) A. Massal., *H. echinulata*, *H. lutosa* (Ach.) Nyl., *H. solorinoides* (Nyl.) Nyl.] are cited. The systematics, taxonomy, ecology and distributions of *Heppia* species are discussed. It is shown, that Baikal Siberia is only slightly poorer in *Heppia* species than the floristic Mediterranean Region: both regions have four common species, including two subtropical ones. This indicates ancient floristic links between the two regions, which were united by a common space of formation of arid desert-steppe Eurasian-North African flora.

Keywords: lichens, *Heppia*, taxonomy, ecology, distribution, Baikal Siberia, Russia.

Род *Heppia* Nägeli ex A. Massal. включает цианобионтные лишайники, содержащие в качестве фотобионта цианобактерию *Scytonema*

типа. В настоящее время в мире, по данным А. Henssen (1994), которая провела ревизию рода и предложила диагностические критерии для разграничения таксонов, известно шесть видов рода *Heppia*. В своем распространении они связаны с аридными субтропическими, субаридными умеренными, а также горными (с общими или локальными ксеротическими условиями) областями Земли. Обитают на кислой или карбонатной почве, а также на прослойках мелкозема в расщелинах силикатных и карбонатных скал. Имеют вид чешуек, щитков, небольших слабо лопастных розеток, нередко образуют скопления.

На протяжении долгого времени род *Heppia* относили к семейству *Heppiaceae* Zahlbr. и рассматривали в составе порядка *Lecanorales* Nannf. Специальное изучение особенностей развития и строения апотециев и сумок у видов *Heppia* показало, что сумки у них прототуникатные, как и у представителей семейства *Lichinaceae* Nyl. (Schultz *et al.*, 2001; Schultz, Büdel, 2002). На основании этого, а также по результатам молекулярного анализа род *Heppia* был отнесен к семейству *Lichinaceae* и порядку *Lichinales* Henssen *et* Büdel (Index..., 2014). В то же время, единого взгляда на систематическое положение рода не существует. Р. М. Jørgensen (2007) оставил род *Heppia* в составе семейства *Heppiaceae*. Автор настоящей статьи также считает необходимым сохранение семейства *Heppiaceae* как самостоятельного, поскольку семейство *Lichinaceae* и в прежнем своем объеме выглядит весьма неоднородным. На фоне того, что в других таксономических группах (значительно лучше изученных) происходит явное дробление родов и семейств на более однородные в филогенетическом отношении, в случае с *Heppia* укрупнение семейства *Lichinaceae* представляется неправильным. Тем не менее, во «Флоре лишайников России» (Urbanavichus, 2014) принята система, в которой род *Heppia* рассматривается в составе семейства *Lichinaceae* порядка *Lichinales*.

Материал и методы. Основой для исследования послужили гербарные коллекции по роду *Heppia* из Байкальской Сибири, собранные автором на протяжении 30 лет (1978–2008 гг.) и хранящиеся в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (NSK). Обработка материалов осуществлялась с помощью стереоскопического микроскопа и микроскопа проходящего света. Часть образцов передана в Лихенологический гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Результаты. Из шести известных в мире видов *Heppia* для России, согласно «Определителю лишайников СССР» (Inashvili, 1975),

приводился лишь один вид — *H. lutosa* (Южная Сибирь, без точного местонахождения). К настоящему времени, благодаря интенсивности лишенофлористических исследований, осуществляемых в последние 40 лет, в России известно три вида *Heppia* (Макрый, 1990b, 1992, 2003 и др.), указание для Забайкалья вида *H. conchiloba* Zahlbr. (Макрый, 2003) является ошибочным (материалы переопределены).

Последние исследования в степных районах Юго-Западного Прибайкалья, направленные, в том числе, на специальные поиски цианобионтных лишайников, закончились обнаружением еще одного, нового для России, весьма необычного вида *Heppia* — *H. echinulata*, считавшегося ранее узким средиземноморским эндемиком, исключительно теплолюбивым по экологии (как и *H. solorinoides*).

Вид был описан из долины р. Аравы (Израиль) (Marton, Galun, 1974) и, кроме «locus classicus», был известен из 10 местонахождений в Северной Африке и одного в Южной Европе (Испания) (Egea, 1989). В столь северных широтах, как Бухта Ая на юго-западном побережье Байкала (52° с. ш.), находка *H. echinulata* представляется крайне необычной и интересной (в Средиземноморье вид встречается на широтах 31–39° с. ш.). Таким образом, теперь в России выявлено четыре представителя рода *Heppia*, все — в Сибири (табл.).

Таблица

Распространение видов рода *Heppia* в мире

Вид	Европа		Макаронезия	Азия				Африка		Северная Америка	Австралия
	Сев., Средняя, Вост.	Средиземноморье		Передняя	Центральная	Зап. и Средняя Сибирь	Байкальская Сибирь	Сев.	Юж.		
<i>Heppia adglutinata</i>	+	+	+	+			+			+	
<i>H. conchiloba</i>										+	
<i>H. despreauxii</i>		+	+	+				+		+	+
<i>H. echinulata</i>		+		+			+	+			
<i>H. lutosa</i>	+	+		+	+	+	+		+	+	+
<i>H. solorinoides</i>		+	+	+			+	+			

Примечание. Таблица составлена по литературным (Büdel, 1987; Egea, 1989; Henssen, 1994; Brown *et al.*, 2002; Büdel *et al.*, 2002; Schultz, Mies, 2003) и оригинальным данным.

Распространение видов *Heppia* на территории России изучено слабо. Это объясняется сложностью их поисков (легко пропускаются из-за малых размеров) и трудностями определения (только путем изучения микроскопического строения таллома). Коллекционные материалы из всех регионов нуждаются в ревизии.

***Heppia* Naegeli ex A. Massal.** 1854, *Geneac. Lich.*: 6/8. ≡ *Heppia* Naegeli in Hepp, 1853, *Die Flecht. Europ.*: 49, nom. inval.

Типовой вид: *H. adglutinata* (Kremp.) A. Massal.

Таллом чешуйчатый (до ареолированно-накипного), пельтатный (в виде щитка) или розетковидный (с лопастевидно вырезанными краями). Чешуйки в центре обычно вогнутые, прижатые с заворачивающимися вниз или отогнутыми вверх краями. Верхняя поверхность оливково-, желто- или темно-коричневая или серая, гладкая, зернистая, морщинистая или трещиноватая, с налетом или без него. Строение таллома гетеромерное; верхний коровой слой (если развит) параплектенхимный из антиклинально направленных гиф, образованных цилиндрическими или более или менее шаровидными клетками; сердцевина обычно неотделима от водорослевого слоя, состоит преимущественно антиклинально направленных более тонких гиф; фотобинт — цианобактерия *Scytonema*-типа; нижний коровой слой из увеличенных клеток; нижняя поверхность светлее верхней; таллом прикрепляется к субстрату при помощи ризоидальных гиф с утолщенными оболочками и узкими просветами.

Апотеции погруженные, кувшинчато вогнутые или расположенные на уровне поверхности таллома, развиваются из сплетения гиф генеративной плектенхимы с многочисленными аскогонами; диск от слабо вогнутого до слабо выпуклого, темно-красный или красно-коричневый; гимений 100–195 мкм выс.; парафизы хорошо развитые, короткоклеточные в основании, слабо разветвленные, наверху с утолщенной конечной клеткой; субгимений 10–60 мкм выс.; сумки протогункатные, цилиндрические или обратнойцевидные, 70–170 × 15–30 мкм, с 8 спорами; споры бесцветные, одноклеточные, часто в центре слегка перетянутые и с цитоплазматическим мостиком, из-за чего кажутся двуклеточными, эллипсоидные или веретеновидные, 14.0–32.0 × 4.5–13.0 мкм. Пикнидии погруженные, 190–280 × 150–330 мкм; конидии веретеновидные до палочковидных, 2.5–3.5 × 1.0–1.5 мкм. Вторичные метаболиты отсутствуют.

Исходя из анатомического строения таллома, Henssen (1994) выделила две группы видов *Heppia*. *H. despreauxii*-группа включает виды с развитым верхним параплектенхимным коровым слоем:

H. despreauxii, *H. conchiloba* и *H. solorinoides*. *H. adglutinata*-группа включает виды с нижним коровым слоем, образованным 1–5 рядами увеличенных клеток: *H. adglutinata*, *H. echinulata* и *H. lutosa*. При этом у *H. adglutinata* может наблюдаться и верхний коровой слой (частично, на молодых талломах), а у *H. lutosa* нижний коровой слой практически отсутствует (виден лишь по краям чешуек, из одного ряда некрупных клеток).

Вид *H. lutosa*, не имеющий ни верхнего, ни нижнего корового слоя, может рассматриваться как наиболее примитивный представитель рода, а виды группы *H. despreauxii* с верхним коровым слоем — как наиболее эволюционно продвинутые. *H. adglutinata* является в определенной степени переходным, связующим звеном между двумя группами, хотя по структуре таллома отличается от группы *H. despreauxii*, представители которой имеют более плотный таллом (у *H. adglutinata*, *H. echinulata* и *H. lutosa* таллом на срезе более рыхлый). Ниже предлагается ключ для определения видов *Heppia*, составленный на основании описаний, сделанных Henssen (1994), и изучения имеющихся материалов по четырем видам рода.

Ключ для определения видов рода *Heppia*

1. Верхняя поверхность с толстым сетчато растрескивающимся белым эпине-кральным слоем, образующим грубый налет в виде нароста, верхний коровой слой хорошо развит *H. solorinoides*.
— Толстого грубого налета нет
2. Верхний коровой слой развит, нижний отсутствует, ризоидальные гифы с узкими просветами 3.
— Верхний коровой слой отсутствует, нижний развит (реже оба отсутствуют, см. антитезу 5), ризоидальные гифы с широкими просветами 4.
3. Верхняя поверхность желтая до коричнево-оливковой, с мелкими светлыми ямками, часто образующими более или менее выраженную тонкую сеточку, по которой кора (а впоследствии и таллом) растрескивается
..... *H. despreauxii*.
— Верхняя поверхность сероватая от налета или оливково-коричневая, ровная *H. conchiloba*.
4. Верхняя поверхность покрыта мелкими коричневатými желатинозными бородавчатыми выростами с многочисленными одноклеточными стекловидными шипиками *H. echinulata*.
— Верхняя поверхность без бородавчатых выростов и шипиков, более или менее неровная, морщинистая, зернистая или, реже, у молодых чешуек гладкая
5. Нижний коровой слой 13–40 мкм толщ., состоит из клеток (6)9–18 мкм шир.; на молодых талломах частично развит верхний коровой слой
..... *H. adglutinata*.

- Нижний коровой слой развит лишь по краям чешуек или полностью отсутствует, состоит из одного ряда клеток 5 мкм шир. *H. lutosa*.

Heppia adglutinata (Kremp.) A. Massal. 1854, *Geneac. Lich.*: 8.
≡ *Lecanora adglutinata* Kremp. 1851, *Flora*, 24: 675.

Описан из Германии: «Wetterstein, auf Humus. September 1850» (M-Krempelhuber — лектотип).

= *Solorina virescens* Mont. 1840, in Webb et Berthelot, *Hist. Nat. Iles Canar.*: 104, nom. inval. ≡ *Heppia virescens* (Mont.) Nyl. 1857, *Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg*, 5: 110, nom. inval. ≡ *H. lutosa* **virescens* Nyl. 1869, *Syn. Lich.* 2: 45.

= *H. urceolata* Nägeli, 1853, in Hepp, *Die Flecht. Europ.*: 49, nom. illeg.

= *Nylanderopsis salevensis* Gyeln. 1935, *Fedde Repert.* 38: 155/156.
Описан из Швейцарии.

Таллом чешуйчатый, желтовато-оливковый или коричневый. Чешуйки более или менее округлые, вогнутые или плоские, прижатые или с приподнимающимися цельными или обламывающимися краями, одиночные до 6 мм в диам. или в виде лопастных розеток 3–10 мм в диам., образующие скопления до 6 см в диам. Верхняя поверхность более или менее морщинисто-зернистая (у молодых чешуек гладкая). На срезе таллом гетеромерный, (80)140–255 мкм толщ., с ровной или волнистой верхней линией; гифы состоят из цилиндрических до шаровидных клеток, 4.5–12.0 мкм шир., преимущественно антиклинально ориентированы; верхний коровой слой частично развит, 12–50 мкм толщ. (на молодых талломах), эпинекаральный слой на краях лопастей 7–12 мкм толщ.; нижний коровой слой 13–40 мкм толщ., состоит из 1–4 рядов увеличенных клеток (6)9–18 мкм шир.; клетки цианобионта 6–12 мкм в диам.; ризоидальные гифы 6–12 мкм толщ. с просветами 2.5–5.0 мкм шир. Апотеции один или несколько на чешуйке, глубоко кувшинчато вогнутые или значительно реже плоские; диск красно-коричневый, до 2 мм в диам., гимений (95)120–195 мкм выс., от I краснеет; субгимений 10–35 мкм выс. Споры (15.0)18.0–24.0(30.0) × 6.0–10.5(12.0) мкм. Пикнидии погруженные в таллом, 190–280 × 150–330 мкм; конидии веретеновидные, 2.5–3.5 × 1.0–1.5 мкм.

По внешнему виду часто трудно отличим от *H. lutosa*, однако на срезе хорошо отличается благодаря наличию нижнего корового слоя, вследствие чего таллом не распадается на фрагменты.

Изученные образцы. **Россия.** *Иркутская обл.*: сев.-зап. побережье Байкала, Байкальский хр., мыс Рытый, 53°50' с. ш., 108°02' в. д., юго-вост. склон (средняя часть, 530 м над ур. м.), каменистая разнотравная степь, на почве (от

НС1 не вскипает), 25.06.1978, В-657 (Макгүй, 2003). *Забайкальский край*: Юго-Вост. Забайкалье, Борзинский р-н, дорога Ясная — Бырка (в 4 км от Бырки), 50°45' с. ш., 115°51' в. д., 600 м над ур. м., степь, на почве (от НС1 не вскипает), 17.06.1985, Dv-658 (Макгүй, 2003); Даурский заповедник: Ононский р-н, левобережье р. Ималка, 50°05' с. ш., 115°13' в. д. (в районе тригопункта 659.5 м над ур. м.), вершина сопки, арктогероновая степь, на почве, 20.07.2001, Dv-659; Борзинский р-н, скальный массив Адон-Челон, гора рядом с горой Цаган-Обо (подножие Цаган-Обо), 50°29' с. ш., 116°07' в. д., 750 м над ур. м., степь, на почве, 23.07.2001, Dv-660.

По литературным данным в России. *Бурятия*: хр. Хамар-Дабан, юго-вост. склон (Urbanavichus, Urbanavichene, 2004), Баргузинская долина, окр. с. Суво (Kharukhaeva, 2013).

Общее распространение. Европа (Швеция, Германия, Швейцария, Австрия, Франция, Италия, Испания), Макаронезия (Канарские о-ва), Азия (Бахрейн, Йемен — о. Сокотра), Сев. Америка (США — Алабама, Аризона, Колорадо, Юж. Дакота, Теннеси) (Egea, 1989; Nimis, 1993; Henssen, 1994; Büdel *et al.*, 2002; Jørgensen, 2007; Brown *et al.*, 2002; Schultz, Mies, 2003).

Heppia conchiloba Zahlbr. 1902, Beih. Bot. Centralbl. 13: 157.

Описан из Сев. Америки (США): «Palm Springs, in lateribus orientilibus montum San Jacinto, ad terram, 1901, Hasse 823 pr. p.» (W — голотип).

= *H. macrospora* V. de Lesd. 1927, Ann. Crypt. Exot. 5: 113.

Таллом чешуйчатый, оливково-коричневый или сероватый от налета. Чешуйки в центре чашевидно вогнутые или щитковидные, округлые или неправильные в очертании, с завернутыми или приподнимающимися и легко обламывающимися краями, до 8 мм в диам. Верхняя поверхность гладкая, с налетом или без него. На срезе таллом гетеромерный, 140–285 мкм толщ.; верхний коровой слой параплектенхимный, 8–50 мкм толщ., состоит из клеток 5–12 мкм шир., эпинекаральный слой 20–50 мкм толщ.; сердцевинные гифы антиклинально ориентированы, 3.5–8.0 мкм толщ., в основании с шаровидными, увеличенными до 12 мкм в диам. клетками; клетки фотобионта 6–12(25) мкм в диам.; ризоидальные гифы 10–16 мкм толщ. с просветами до 3.5 мкм шир. Апотеции по 1–2 и более на чешуйке, глубоко вдавленные; диск красно-коричневый, до 1.5 мм в диам. Гимений 115–160 мкм выс., от I синее, частично краснеет; субгимений 28–60 мкм выс. Споры 18–20 × 8–13 мкм. Пикнидии погруженные; конидии веретеновидные, 2.5–3.5 × 1.0–1.5 мкм.

Характеризуется хорошо развитым верхним коровым слоем с ровной верхней поверхностью.

Общее распространение. Сев. Америка (Мексика, США — Калифорния, Аризона, Нью-Мексико, Юта, Невада) (Büdel *et al.*, 2002).

Heppia despreauxii (Mont.) Tuck. 1872, Gen. Lich.: 46. ≡ *Solorina despreauxii* Mont. 1840, Hist. Nat. Isl. Canar. 3: 104.

Описан с Канарских о-вов — о. Тенерифе (Испания): «Despreaux» (H-NYL 30920 — лектотип).

= *H. reticulata* Dufour ex Nyl. var. *patouillardii* Hue, 1897, in Patouillard, Catal. Plant. Cellul. Tunisie: 141. Описан из Африки (Тунис).

= *H. paulina* Marton, 1981, in Marton et Galun, Israel J. Bot. 30: 148. Описан из Азии (Израиль).

= *H. gigantea* Egea et Llimona, 1981, in Egea, Bibl. Lichenol. 31: 44/45. Описан из Европы (Испания).

Таллом чешуйчатый, коричневый или оливково-коричневый. Чешуйки обычно щитковидные, неправильно округлые, 2–8 мм в диам., с завернутыми вниз или приподнятыми, цельными или обламывающимися краями. Верхняя поверхность с мелкими светлыми депрессиями, по которым верхняя кора, а впоследствии и таллом растрескивается. На срезе таллом гетеромерный, 200–335(400) мкм толщ.; верхний коровой слой параплектенхимный, 25–50(75) мкм толщ., из клеток 5–13 мкм шир., эпинекральный слой до 45 мкм толщ.; сердцевинные гифы антиклинально ориентированы, 3–8 мкм толщ., в основании с шаровидными, увеличенными до 14.5 мкм в диам. клетками; клетки фотобионта 6.0–11.5 мкм в диам.; ризоидальные гифы 9.5–15.0 мкм толщ., с просветами 2.5 мкм шир. Апотеции 1–3 на чешуйке, вдавленные или нет; диск темно-красный, до 1.5–2.0 мм в диам. Гимений (115)140–175 мкм выс., от I синеет, в верхней части краснеет; субгимений 20–50 мкм выс. Споры (15.0)17.0–29.0(32.0) × (5.0)8.0–10.5(12.0) мкм. Пикнидии погруженные; конидии веретеновидные, 2.5–3.5 × 1.0–1.5 мкм.

Отличается от других видов развитым верхним коровым слоем, наличием депрессий и растрескивающимся талломом.

Общее распространение. Европа (Испания, Португалия, Франция, Италия, Хорватия), Макаронезия (Канарские о-ва), Африка (Алжир, Марокко, Тунис), Азия (Израиль, Йемен — о. Сокотра), Сев. Америка (Мексика — Калифорнийский п-ов; США — Аризона, Колорадо), Зап. Австралия (Egea, 1989; Nimis, 1993; Henssen, 1994; Budel *et al.*, 2002; Schultz, Mies, 2003; и др.).

Heppia echinulata Marton et Galun, 1974, Bryologist, 77: 239.

Описан из Азии (Израиль): «Arava Valley, Nahal Shizaf, on marlaceous soil. 19 March 1971. Marton and Henssen 21500e» (TELA — голотип; MB — изотип).

Таллом чешуйчатый, буроватый, желатинозный. Чешуйки плоские, от округлых до искривленных, $0.5\text{--}2.5 \times 0.3\text{--}1.0(2.0)$ мм. Верхняя поверхность с плотно расположенными бородавчатыми до цилиндрических выростами (лобулями или изидиями?), густо покрытыми стекловидными шипиками $45\text{--}100$ мкм дл. и 4 мкм шир. с утолщенным основанием и тонким оттянутым кончиком. Таллом $140\text{--}310$ мкм толщ., с неровной (волнистой и с выпячиваниями) верхней линией; верхний коровой слой отсутствует, эпинекральный слой до 35 мкм толщ.; гифы около 5 мкм толщ., рыхло расположенные, антиклинально и сетчато ориентированные, преимущественно из цилиндрических клеток; нижний коровой слой $10\text{--}22$ мкм толщ., из $1\text{--}5$ рядов клеток $8\text{--}14$ мкм шир.; клетки фотобионта $8\text{--}18$ мкм шир., в кластерах; ризидальные гифы $7.0\text{--}10.5$ мкм толщ. Апотеции и пикнидии неизвестны.

Лишайник имеет вид мелкобородавчатой, покрытой стекловидными шипиками корочки; отдельные чешуйки не различаются. Бородавочки легко обламываются и значительно разбухают во влажном состоянии. Таксон резко отличается по своим признакам от других представителей рода *Heppia*.

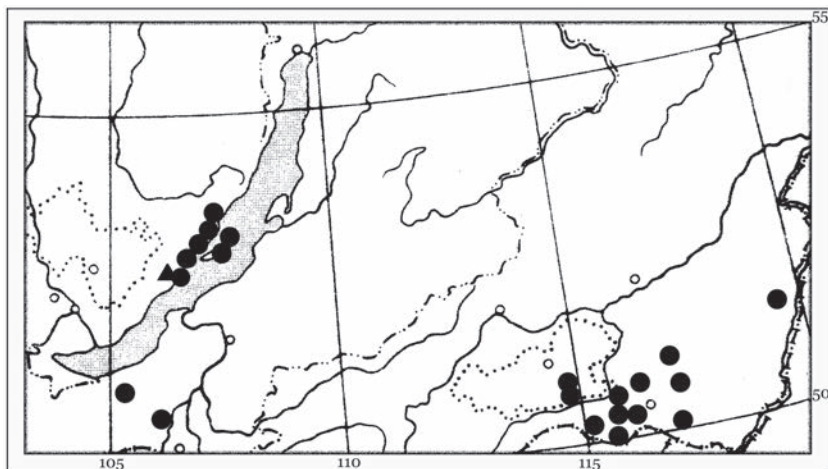


Рис. 1. Распространение *Heppia echinulata* (▲) и *H. solorinoides* (●) в Байкальской Сибири.

Distribution of *Heppia echinulata* (▲) and *H. solorinoides* (●) in Baikal Siberia.

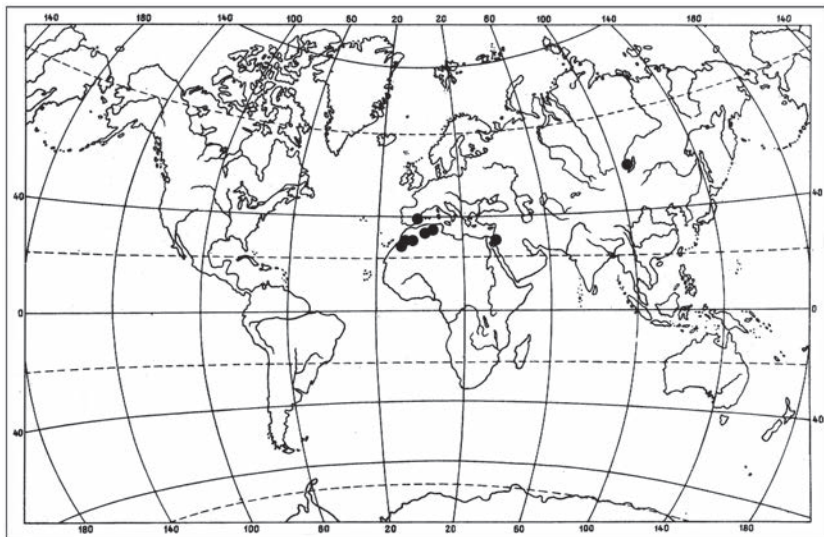


Рис. 2. Ареал *Heppia echinulata* (ориг.).
Distribution of *Heppia echinulata* (original).

Обитает на карбонатной глинисто-песчаной гумусированной почве в расщелинах скал в общих дернинках с другими лишайниками и мхами.

Изученные образцы. **Россия.** *Иркутская обл.*: юго-зап. побережье Байкала, Прильхонье, бухта Ая, левый борт, 52°47' с. ш., 106°37' в. д., 500 м над ур. м., крутой юж. скалистый склон — кристаллические известняки (мраморы), на прослойках мелкозема в расщелинах, встречается разрозненными чешуйками и небольшими скоплениями по несколько чешуек среди других лишайников, 31.07.2008, В-653 — В-656 (В-656 — LE). — Рис. 1.

Общее распространение. Европа (Испания), Африка (Алжир, Марокко, Тунис), Азия (Израиль) (Marton, Galun, 1974; Egea, 1989; Henssen, 1994). — Рис. 2.

Heppia lutosa (Ach.) Nyl. 1863, *Syn. Lich.* 2: 45. ≡ *Collema lutosum* Ach. 1814, *Syn. Lich.*: 309.

Описан из Европы (Германия): «Ad terram limosam 1901 Germania» (H-Ach — лектотип).

= *Heppia virescens* f. *sanguinolenta* (Kremp.) Arnold, 1884, *Flora*, 67: 238. ≡ *Physma sanguinolentum* Kremp. 1865, in Körber, *Parerga Lich.*: 409. ≡ *P. sanguinolentum* Kremp. 1861, *Denkschr. Königl. Bayer. Bot. Ges.* 4/2: 278, ad. int. Описан из Германии.

= *Heppia monguillonii* Harm. 1907, in Hue, Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 36: 10. Описан из Франции.

= *Heppia atlantica* Gyeln. 1935, Fedde Repert. 38: 469. Описан из Франции.

Таллом чешуйчатый до ареолированного накипного и распадающегося на отдельные зерна, оливково-коричневый (до черноватого при долгом хранении). Чешуйки 1–2(4) мм в диам., отдельные или сгруппированы по нескольку, со слабо вогнутым центром и завернутыми вниз краями. Верхняя поверхность обычно зернистая или морщинистая. Таллом гомеомерный, (75)140–190 мкм толщ., с неровной (волнистой или крупнозубчатой) верхней линией; верхний коровой слой не развит, нижний коровой слой иногда имеется лишь на краях стерильных лопастей, состоит из клеток 3–5 мкм шир.; гифы 6–7 мкм толщ., рыхло расположенные, антиклинально и сетчато ориентированные; клетки фотобионта до 12 мкм шир., в коротких цепочках, расположенных по всей толще таллома; ризоидальные гифы 6.0–10.5 мкм толщ. Апотеции по одному или несколько на чешуйке, кувшинчато вдавленные или расположенные на уровне поверхности таллома, до 1.7 мм в диам., диск темно-красный, от слабо вогнутого до слабо выпуклого. Гимений 115–150 мкм выс., от I синее, затем слегка зеленеет, эпигимений становится зеленовато-коричневым; субгимений 20–35 мкм выс. Споры 14.0–18.0(26.0) × (4.5)6.0–10.5 мкм. Пикнидии погруженные; конидии веретеновидные 2.5–3.5 × 1.0–1.5 мкм.

Из-за отсутствия корового слоя таллом легко разламывается в вертикальном направлении на фрагменты и отдельные зерна; легко промокает и становится несколько желатинозным (особенно после долгого хранения в гербарии). Указание Henssen (1994) на то, что гимений от йода ярко синее, не всегда подтверждается. У ряда образцов синяя окраска быстро переходит в ржаво-красную или по крайней мере верхняя часть гимения окрашивается в красно-оранжевый или желто-коричневый цвет.

На песчано-глинистой кислой и карбонатной почве — обычно на пленках из цианобактерий; в каменистых степях и на сухих безлесных горных склонах с разреженной травянистой растительностью.

Изученные образцы. **Россия.** *Иркутская обл.*: сев.-зап. побережье Байкала: Байкальский хр., мыс Рыгый, 53°50' с. ш., 108°02' в. д., конус выноса, 480 м над ур. м., каменистая разнотравная степь, на почве (от HCl вскипает), 25.06.1978, В-661 (Макрый, 1990а, 2003); Приольхонье: мыс Зундук, 53°24' с. ш., 107°25' в. д., левобережье ручья, конус выноса, основание склона, 500 м над ур. м., каменистая разнотравная степь, на почве среди камней, 23.08.1991, В-662;

дорога Зундук — Ото-Хушун, 53°22' с. ш., 107°21' в. д., 480 м над ур. м., степь, на почве, 24.08.1991, В-663; р. Сарма, 53°07' с. ш., 106°50' в. д., конус выноса, 480 м над ур. м., холоднопопынно-разнотравная степь, на почве, 26.07.1988, В-664 и 30.07.2005, В-665; Тажеранская степь, 52°55' с. ш., 106°37' в. д., 550 м над ур. м., холоднопопынно-разнотравная степь, выходы горных пород, на почве среди камней, 27.07.1988, В-666 (Макруй, 2008). *Республика Бурятия*: окр. с. Татаурово, долина р. Селенги, правый борт, 52°09' с. ш., 107°26' в. д., 520 м над ур. м., каменистый степной склон, скалы вдоль дороги, на мелкозем (от HCl не вскипает), 02.08.1997, Dz-667. *Забайкальский край*: Юго-Вост. Забайкалье, Агинский Бурятский авт. округ, окр. Нижнего Цасучея, левобережье р. Онон, 50°32' с. ш., 115°00' в. д., степные сопки, нителестниковая степь, вершина сопки, 680 м над ур. м., на почве среди камней, 15.06.1985, Dv-668; Дарурский заповедник: Ононский р-н, оз. Зун-Торей, юж. берег, кордон Утыча, 50°00' с. ш., 115°43' в. д., 600 м над ур. м., холоднопопынно-луговая степь, на почве, 10.07.2005, Dv-669; оз. Зун-Торей, сев. берег, гора Куку-Хадан, 50°08' с. ш., 115°54' в. д., подножие, 630 м над ур. м., каменистая степь, на почве среди камней, 11.07.2005, в. д., Dv-670.

По литературным данным в России. *Республика Алтай*: Курайская степь, Курайский хр., долина р. Катунь (Sedelnikova, 1990, 2001a). *Республика Тыва*: Убсунурская котловина (Sedelnikova, 1997). *Красноярский край*: Саяны (без точных указаний) (Sedelnikova, 2001b); плато Путорана, окр. оз. Аян (Zhurbenko, 1996). Также имеются сведения (неопубл.) о находках *Heppia* (*H. lutosa* или *H. adglutinata*) в европейской части России: материалы Л. А. Конорева из Белгородской обл. и Т. А. Дудоревой из Поволжья.

Общее распространение. Европа (Норвегия, Швеция, Германия, Франция, Словакия, Италия, Испания), Азия (Сирия, Монголия), Сев. Америка (Канада, Мексика, США — Калифорния, Невада, Аризона, Юта, Нью-Мексико); Юж. Африка, Австралия (Egea, 1989; Henssen, 1994; Budel *et al.*, 2002; Jørgensen, 2007).

Heppia solorinoides (Nyl.) Nyl. 1863, Syn. Meth. Lich. 2: 46. ≡ *Lecanora solorinoides* Nyl. 1854, Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 2: 323.

Описан из Азии (Сирия): «Beiruth, Blanche no. 91» (H-NYL 30309 — лектотип; H-NYL 30911, H-NYL р. м. 2484 и РС, два образца — изолектотипы).

= *Heppia reticulata* Dufour ex Nyl. 1878, Flora, 61: 339. ≡ *Endocarpon reticulatum* Dufour, 1831, in Fries, Lich. Eur. Tef.: 410, nom. illeg. Описан из Европы (Испания).

Таллом чешуйчатый, беловатый или бледно-серый. Чешуйки с вогнутым центром и завернутыми вниз краями (фертильные) или щитковидные, лопастевидно надрезанные (стерильные), округлые или неправильные в очертании, 3–6 мм в диам., либо образующие ро-

зетки до 1.8 см в диам., на верхней поверхности с толстым сетчато растрескивающимся эпинекаральным слоем — налетом (в виде наростов). На срезе таллом гетеромерный, 280–335 мкм толщ., с неровной (в виде бесформенных бугорков) верхней линией; верхний коровой слой псевдопаренхимный, 27–60 мкм толщ., состоит из клеток до 16 мкм шир., по краям более тонкий, 20–30 мкм толщ., развит вокруг краев чешуек; сердцевинные гифы антиклинально ориентированы, 4.5–7.0 мкм толщ., с шаровидными клетками в основании; клетки фотобионта 8 мкм в диам.; ризоидальные гифы 5–10 мкм толщ. с просветами около 2.5 мкм шир. Апотеции по одному-два и более на чешуйке, глубоко вдавленные; диск темно-красный, до 2 мм в диам. Гимений (150)190–210 мкм выс., от I синее, в верхней части краснеет; субгимений 35–47 мкм выс. Споры 14–21(29) × 8–11(13) мкм. Пикнидии погруженные; конидии веретеновидные, 2.5–3.5 × 1.0–1.5 мкм.

Отличается от других видов рода толстым растрескивающимся эпинекаральным слоем.

Изученные образцы. **Россия. Иркутская обл.:** зап. побережье Байкала, Приольхонье: бухта Ая, 52°47' с. ш., 106°37' в. д., левый борт бухты, верхняя часть склона, 600 м над ур. м., известняковые скалы, на мелкоземе в расщелинах и у основания скал, 01.08.2005, В-600; Тажеранская степь, близ оз. Горби-Нур, 52°55' с. ш., 106°37' в. д., 550 м над ур. м., холоднопопыльно-разнотравная степь, выходы мраморов, на почве среди камней, 27.07.1988, В-601, В-602; залив Куркут, 53°01' с. ш., 106°48' в. д., распадок, степной юго-вост. склон, 550 м над ур. м., выходы кальцита, на мелкоземе среди камней, 23.07.1988, В-603 — В-605; залив Мухор, окр. мыса Шида, 53°03' с. ш., 106°47' в. д., степной склон, 500 м над ур. м., выходы кальцита, на почве среди камней, 19.07.1988, В-606 — В-608; мыс Улирба, 53°04' с. ш., 106°46' в. д., верхняя часть склона, 600 м над ур. м., степь, выходы доломитовых известняков, на почве среди камней, 22.06.1996, В-609; мыс Хужир, 53°21' с. ш., 107°19' в. д., конус выноса, 470 м над ур. м., копеечниковая степь, на карбонатной почве, 28.07.2005, В-610; дорога между мысами Зундук и Ото-Хушун, 53°22' с. ш., 107°21' в. д., 480 м над ур. м., бобово-разнотравная степь, на почве, 24.08.1991, В-611, В-612; мыс Зундук, 53°24' с. ш., 107°25' в. д., подножье склона, 500 м над ур. м., каменистая разнотравная степь, на карбонатной почве, 12.07.1986, В-613; мыс Зундук, 53°24' с. ш., 107°25' в. д., левобережье ручья, конус выноса, основание склона, 500 м над ур. м., каменистая разнотравная степь, на почве среди камней, 23.08.1991, В-614 — В-617; мыс Зундук, 53°24' с. ш., 107°25' в. д., правый борт долины, основание сев.-вост. склона, 500 м над ур. м., известняки, степь, на почве, 27.07.2005, В-618 — В-625 (В-625 — LE); о. Ольхон: 5 км от мыса Хобой, 53°22' с. ш., 107°43' в. д., 520 м над ур. м., каменистая злаково-разнотравная степь, жильные выходы мраморов, на мелкоземе, 07.07.1989, В-626; дорога Саган-Хушун — Узуры, 53°20' с. ш., 107°44' в. д., 550 м над ур. м., степная сопка с жильными выходами известняков, в расщелинах скал на мелкоземе и растительных остатках, 24.07.2005, В-627, В-628; улус Узуры, 53°19' с. ш., 107°44' в. д., 480 м над ур. м., степной

склон, выходы известняков, на спрессованной почве, 23.07.2005, В-629 (Макруй, 1990b, 1992, 2008, 2010). *Республика Бурятия*: Джидинский р-н, между Белоозерском и Дырестуем, р. Джиды, 50°35' с. ш., 105°56' в. д., 650–700 м над ур. м., высокий скалистый берег, каменистая степь, на почве, 26.07.2009, Dz-630. *Забайкальский край*: Юго-Вост. Забайкалье, окр. Нерчинского Завода, 51°19' с. ш., 119°38' в. д., каменистый степной склон, вершина сопки, 720 м над ур. м., выходы доломитовых известняков, на карбонатной почве среди камней, 01.07.1985, Dv-631, Dv-632; Агинский Бурятский авт. округ, вост. берег оз. Ножей, 50°48' с. ш., 114°50' в. д., 680 м над ур. м., скалы (сланцы), на прослойках мелкозема, 24.07.2001, Dv-633, Dv-634; Ононский р-н, окр. с. Нижний Цасучей, дорога на Усть-Борзю, 50°34' с. ш., 115°39' в. д., 620 м над ур. м., степной склон, выходы известняков, на почве в расщелинах камней, 17.06.1985, Dv-635; Борзинский р-н: окр. с. Цаган-Олуй, Нерчинский хр., степная сопка, 50°26' с. ш., 117°09' в. д., 750 м над ур. м., скалы, на почве в расщелинах, 21.06.1985, Dv-636; окр. с. Усть-Борзя, район карстовой пещеры Хээтэй, 50°39' с. ш., 115°46' в. д., известняковая сопка (верхняя часть), 760 м над ур. м., степь, на почве, 23.07.2001, Dv-637; Даурский заповедник: скальный массив Адон-Челон, гора рядом с горой Цаган-Обо (подножье Цаган-Обо), степь, на почве, 23.07.2001, Dv-638, Dv-639; Даурский заповедник: сев. побережье оз. Зун-Торей, гора Куку-Хадан, 50°08' с. ш., 115°54' в. д., сев. склон (вершина), 730 м над ур. м., степь, на почве, 22.07.2001, Dv-640, Dv-641; оз. Зун-Торей, юж. берег, кордон Утыча, 50°00' с. ш., 115°43' в. д., 600 м над ур. м., холоднополюнно-луговая степь, на почве, 10.07.2005, Dv-642 — Dv-650 (Dv-650 — LE); Краснокаменский р-н, окр. с. Брусиловка, 49°38' с. ш., 118°00' в. д., левобережье р. Аргунь, вершина сопки, 600 м над ур. м., скалы, на почве, 06.08.2006, Dv-651; Забайкальский р-н, окр. с. Абагайтуй, левобережье р. Аргунь, гора Чир Абагайтуйский, 49°42' с. ш., 117°54' в. д., вершина сопки, 750 м над ур. м., скалы, на почве, 07.08.2006, Dv-652 (Макруй, 1992, 2002). — Рис. 1.

Примечание. Большое количество собранного материала объясняется тем, что вид хорошо виден в полевых условиях благодаря белой окраске на фоне темной почвы. Часть образцов из Юго-Восточного Забайкалья (массив Адон-Челон, гора Куку-Хадан, левобережье р. Аргуни) нетипичны; налет недостаточно развит, на отдельных участках чешуек (в затененных условиях) практически отсутствует. Однако анатомическое строение полностью соответствует признакам *H. solorioides*: верхний коровой слой около 45 мкм толщ., эпинекаральный — 30 мкм толщ., гифы сердцевины узкие, около 5–6 мкм толщ., антиклинально направленные, состоят из цилиндрических и вытянутых овальных клеток, в основании с шаровидными клетками 6–8 мкм в диам., ризоидальные гифы 6–8 мкм толщ., просвет — 2.5 мкм. По-видимому, следует выделить разновидность со слабо выраженным налетом, поскольку налет является видовым признаком (депрессии в коровом слое отсутствуют, поэтому отнесение образцов к виду *H. despreauxii* неправомерно, да и анатомическое строение у этих двух видов различается).

По литературным данным в России. *Республика Бурятия*: хр. Хамар-Дабан, юго-вост. склон (Urbanavichus, Urbanavichene, 2004).

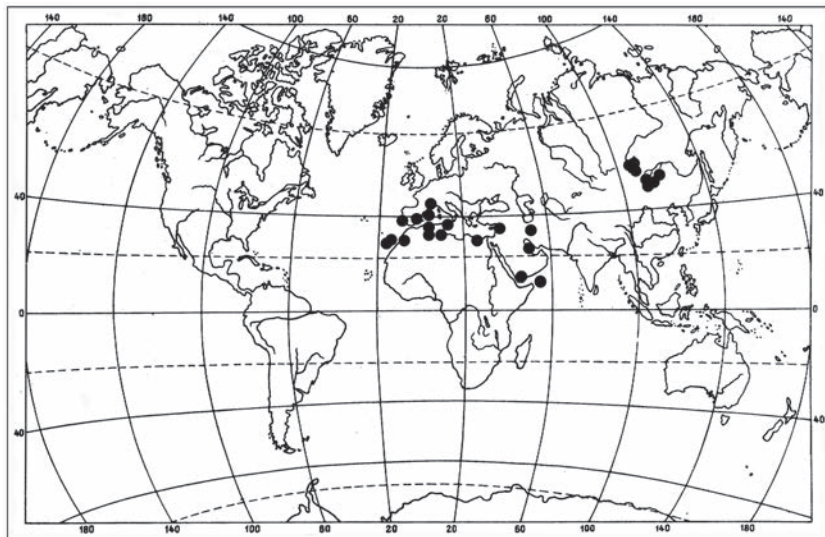


Рис. 3. Ареал *Heppia solorinoides* (ориг.).
Distribution of *Heppia solorinoides* (original).

Общее распространение. Европа (Испания, Португалия, Италия, Франция), Макаронезия (Канарские о-ва), Сев. Африка (Алжир, Марокко, Тунис), Азия (Сирия, Иран, Бахрейн, Йемен — о. Сокотра) (Egea, 1989; Nimis, 1993; Henssen, 1994; Schultz, 1998; Schultz, Mies, 2003; Brown *et al.*, 2002). — Рис. 3.

По разнообразию видов рода *Heppia* Байкальская Сибирь лишь немного уступает Средиземноморской флористической области, имея с ней 4 общих вида, в том числе *H. echinulata* (табл.). Территория, на которой встречаются субтропические виды *H. echinulata* и *H. solorinoides*, характеризуется повышенной инсоляцией. Она практически совпадает с Забайкальской флористической провинцией, исключение составляет средняя часть западного побережья Байкала (Приольхонье и о. Ольхон), которое по А. Л. Тахтаджану (Takhtajan, 1978) относится к Алтае-Саянской флористической провинции, но, как показано Г. А. Пешковой (Peshkova, 1972), по характеру степной флоры и растительности значительно ближе к Забайкальской провинции.

H. echinulata и *H. solorinoides* (наряду с *H. conchiloba*) имеют самые узкие ареалы среди видов рода, поэтому могут рассматриваться как более молодые и эволюционно продвинутые, что подтверждается

их более сложным анатомическим строением по сравнению с другими представителями (*H. lutosa* имеет самый широкий мультирегиональный ареал и наиболее примитивное строение). Центры ареалов этих видов находятся в западной части Древнесредиземноморского флористического подцарства, после значительного разрыва ареала (возможно, в результате слабой его изученности) виды встречаются в Юго-Западном Прибайкалье, а второй вид также в Юго-Восточном Забайкалье (рис. 2, 3). При этом можно с большой долей уверенности предполагать, что *H. solorinoides* встречается также в Северо-Восточной Монголии и Северо-Восточном Китае, которые граничат с Юго-Восточным Забайкальем. Подобные ареалы видов указывают на древние флористические связи между Байкальской Сибирью и Средиземноморьем, которые были объединены общим пространством формирования аридной пустынно-степной евразийско-североафриканской флоры.

В Юго-Западном Прибайкалье местонахождения *H. echinulata* и *H. solorinoides* носят, безусловно, реликтовый характер (рис. 1), чего нельзя с уверенностью сказать о *H. solorinoides* в Юго-Восточном Забайкалье, где вид, возможно, находится на северо-восточной границе сплошного ареала (если выяснится, что он встречается на всей территории Центральной и Передней Азии, то есть в Ирано-Туранской флористической области).

Местонахождения этих видов сосредоточены в самых теплых точках региона с самыми высокими показателями солнечной радиации (прямой и отраженной). Оба вида приурочены к выходам карбонатных пород (известняков), которые, как известно, являются проводниками и хранителями более теплолюбивых видов растений в несвойственных для них северных широтах.

В отношении местонахождения *H. echinulata* — бухты Ая — следует отметить, что, несмотря на то что оно находится на берегу Байкала и, казалось бы, сильно подвержено охлаждающему влиянию акватории озера, на самом деле является хранителем аридной степной флоры как высших растений, так и лишайников. Это обеспечивается тем, что левый борт бухты представляет собой почти отвесные скалы, сложенные кристаллическими известняками и экспонированные к югу. Поэтому в средних частях склона уже не так заметно охлаждающее влияние Байкала, а также снижено влияние ветров при одновременной значительной инсоляции всего склона и высокой солнечной радиации в регионе в целом (радиационный индекс сухости в Приольхонье равен 2–3, что соответствует условиям сухих степей и полупустынь).

По-видимому, возраст аридной субтропической лишайниковой флоры, общей для Байкальской Сибири и Средиземноморья, следует рассматривать как позднемеловой. Виды, имеющие мультирегиональные ареалы, такие как *H. lutosa*, значительно древнее по своему происхождению (и расселению) на Земле. Возраст их расселения, вероятно, может оцениваться как раннеюрский.

На современном этапе геологической истории, когда высшие сосудистые растения не могут указывать на тесные в древности связи между флорами далеко расположенных друг от друга регионов, лишайники демонстрируют такие связи весьма убедительно.

Литература

- Brown G., Schultz M., Robinson M. D. 2002. Saxicolous and terricolous lichens from the foothills of northern Oman. *Nova Hedwigia*. 75(1–2): 177–188.
- Büdel B. 1987. Zur Biologie und Systematik der Flechtengattungen *Heppia* und *Peltula* im Südlichen Africa. *Biblioth. Lichenol.* 23: 1–105.
- Büdel B., Schultz M., Nash T. H. 2002. *Heppia*. *Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 1*. Tempe: 204–207.
- Egea J. M. 1989. Los Géneros *Heppia* y *Peltula*. *Biblioth. Lichenol.* 31: 1–105.
- Henssen A. 1994. Contribution to the morphology and species delimitation in *Heppia sensu stricto* (lichenized Ascomycotina). *Acta Bot. Fenn.* 150: 57–73.
- [Инашвили] Инашвили Ц. Н. 1975. *Heppia*. *Определитель лишайников СССР. Вып. 3*. Л.: 118–120.
- Index Fungorum. 2013. <http://www.indexfungorum.org>
- Jørgensen P. M. 2007. *Heppiaceae*. *Nordic lichen flora. Vol. 3*. Uddevalla: 43–45.
- [Харпукхаева] Харпукхаева Т. М. 2013b. Находки новых и редких видов лишайников для Республики Бурятия. *Ботан. журн.* 98(3): 364–371.
- [Макрый] Макрый Т. В. 1990a. *Лишайники Байкальского хребта*. Новосибирск: 200 с.
- [Макрый] Макрый Т. В. 1990b. Лишайники. *Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала*. Новосибирск: 34–49.
- [Макрый] Макрый Т. В. 1992. Новые для флоры России лишайники из Байкальской Сибири. *Ботан. журн.* 77(7): 103–107.
- [Макрый] Макрый Т. В. 2002. Геппия солориновидная. *Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения)*. Чита: 226.
- [Макрый] Макрый Т. В. 2003. Обзор видов рода *Heppia* Naeg. ex Massal. Байкальской Сибири. *Ботанические исследования в азиатской России: Матер. 11 съезда Рус. ботан. о-ва*. Барнаул: 175–177.
- [Макрый] Макрый Т. В. 2008. Лишайники. *Споровые растения Прибайкальского национального парка*. Новосибирск: 113–255.
- [Макрый] Макрый Т. В. 2010. Геппия солориновидная. *Красная книга Иркутской области*. Иркутск: 41.
- Marton K., Galun M. A. 1974. A new species of *Heppia* from the Arava Valley, Israel. *Bryologist*. 77: 239–241.
- Nimis P. L. 1993. *The lichens of Italy. An annotated catalogue*. Torino: 897 p.

- [Peshkova] Пешкова Г. А. 1972. *Стенная флора Байкальской Сибири*. М.: 207 с.
- Schultz M. 1998. Studies on lichens from southern Yemen (Arabian Peninsula). *Lichenologist*. 30(3): 293–297.
- Schultz M., Arendpolz W.-R., Büdel B. 2001. Origin and evolution of the lichenized ascomycete order Lichinales: monophyly and systematic relationships inferred from ascus, fruiting body and SSU rDNA evolution. *Pl. Biol.* 3: 116–123.
- Schultz M., Büdel B. 2002. Key to the genera of the Lichinales. *Lichenologist*. 34(1): 39–62.
- Schultz M., Mies B. A. 2003. The saxicolous and terricolous cyanobacterial lichens of Socotra (Yemen, Indian Ocean). *Nova Hedwigia*. 77(1–2): 73–97.
- [Sedelnikova] Седельникова Н. В. 1990. *Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья*. Новосибирск: 174 с.
- [Sedelnikova] Седельникова Н. В. 1997. Лишайники Цугер-Элисс Убсунурской котловины. *Флора Цугер-Элисс Убсунурской котловины*. Барнаул: 31–53.
- [Sedelnikova] Седельникова Н. В. 2001а. Лишайники. *Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай)*. Новосибирск: 228–277.
- [Sedelnikova] Седельникова Н. В. 2001б. *Лишайники Западного и Восточного Саяна*. Новосибирск: 189 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А. Л. 1978. *Флористические области Земли*. Л.: 248 с.
- [Urbanavichus] Урбанавичюс Г. П. 2014. Систематическая классификация таксонов лишенофлоры России. *Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников*. М.; СПб.: 260–291.
- [Urbanavichus, Urbanavichene] Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. 2004. Новые и редкие виды лишайников для Бурятии из Байкальского заповедника. *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. III междунар. науч.-практ. конф.* Барнаул: 136–138.
- Zhurbenko M. 1996. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk Territory, Central Siberia. *Mycotaxon*. 58: 185–232.

References

- Brown G., Schultz M., Robinson M. D. 2002. Saxicolous and terricolous lichens from the foothills of northern Oman. *Nova Hedwigia*. 75(1–2): 177–188.
- Büdel B. 1987. Zur Biologie und Systematik der Flechtengattungen *Heppia* und *Peltula* im Südlichen Africa. *Biblioth. Lichenol.* 23: 1–105.
- Büdel B., Schultz M., Nash T. H. 2002. *Heppia*. *Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 1*. Tempe: 204–207.
- Egea J. M. 1989. Los Géneros *Heppia* y *Peltula*. *Biblioth. Lichenol.* 31: 1–105.
- Henssen A. 1994. Contribution to the morphology and species delimitation in *Heppia* sensu stricto (lichenized Ascomycotina). *Acta Bot. Fenn.* 150: 57–73.
- Inashvili Ts. N. *Heppia*. 1975. *Opredelitel lishaynikov Rossii. Vyp. 3* [Handbook of the lichens of Russia. Iss. 3]. Leningrad: 118–120. (In Russ.).
- Index Fungorum. 2014. <http://www.indexfungorum.org>
- Jørgensen P. M. 2007. *Heppiaceae. Nordic lichen flora. Vol. 3*. Uddevalla: 43–45.
- Kharpukhaeva T. M. 2013b. Findings of new and rare lichens in Republic of Buryatia. *Bot. Zhurn.* 98(3): 364–371. (In Russ. with Engl. abstract).

- Makryi T. V. 1990a. *Lishayniki Baykalskogo khrebtta* [Lichens of the Baikalsky Range]. Novosibirsk: 200 p. (In Russ. with Engl. abstract).
- Makryi T. V. 1990b. [Lichens.] *Unikalnye ob'ekty zhivoy prirody basseyna Baykala* [Unique objects of the living nature of the Baikal Lake basin]. Novosibirsk: 34–49. (In Russ.).
- Makryi T. V. 1992. The new for the flora of Russia lichens from the Baikal Region of Siberia. *Bot. Zhurn.* 77(7): 103–107. (In Russ.).
- Makryi T. V. 2002. *Heppia solorinoides*. *Krasnaya kniga Chitinskoy oblasti i Aginskogo Buryatskogo avtonomnogo okruga (rasteniya)* [Red Data Book of the Chita Region and Agin-Buryat Autonomous Okrug (plants)]. Chita: 226. (In Russ.).
- Makryi T. V. 2003. A review of species of genus *Heppia* Naeg. ex Massal. in Baikal Siberia. *Botanicheskiye issledovaniya v asiatskoy Rossii: Mater. 11 s'ezda Russk. Bot. Soc.* [Botanical researches in Asian Russia: Proc. 11th Congr. of Russ. Bot. Soc.]. Barnaul: 175–177. (In Russ.).
- Makryi T. V. 2008. [Lichens.] *Sporovye rasteniya Pribaykalskogo natsionalnogo parka* [Cryptogamic plants of the Pribaikalsky National Park]. Novosibirsk: 113–259. (In Russ. with Engl. abstract).
- Makryi T. V. 2010. *Heppia solorinoides*. *Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti* [Red Data Book of the Irkutsk Region]. Irkutsk: 41. (In Russ.).
- Marton K., Galun M. 1974. A new species of *Heppia* from the Arava Valley, Israel. *Bryologist.* 77: 239–241.
- Nimis P. L. 1993. *The lichens of Italy. An annotated catalogue*. Torino: 897.
- Peshkova G. A. 1972. *Stepnaya flora Baykalskoy Sibiri* [Steppe flora of the Baikal Siberia Region]. Moscow: 207 p. (In Russ.).
- Schultz M. 1998. Studies on lichens from southern Yemen (Arabian Peninsula). *Lichenologist.* 30(3): 293–297.
- Schultz M., Arendpolz W.-R., Büdel B. 2001. Origin and evolution of the lichenized ascomycete order Lichinales: monophyly and systematic relationships inferred from ascus, fruiting body and SSU rDNA evolution. *Pl. Biol.* 3: 116–123.
- Schultz M., Büdel B. 2002. Key to the genera of the Lichinaceae. *Lichenologist.* 34(1): 39–62.
- Schultz M., Mies B. A. 2003. The saxicolous and terricolous cyanobacterial lichens of Socotra (Yemen, Indian Ocean). *Nova Hedwigia.* 77(1–2): 73–97.
- Sedelnikova N. V. 1990. *Lishayniki Altaya i Kuznetskogo nagorya* [Lichens of the Altay and Kuznetskiy Alatau Upland]. Novosibirsk: 174 p. (In Russ.).
- Sedelnikova N. V. 1997. [Lichens of Tsuger-Eliss Ubsunuur Basin]. *Flora Tsuger-Eliss Ubsunurskoy kotloviny* [Flora of Tsuger-Eliss Ubsunuur Basin]. Barnaul: 31–53. (In Russ.).
- Sedelnikova N. V. 2001a. [Lichens]. *Flora i rastitelnost Katunskogo zapovednika (Gornyi Altay)* [Flora and vegetation of Katun Reserve (Altay Mountains)]. Novosibirsk: 228–277. (In Russ.).
- Sedelnikova N. V. 2001b. *Lishayniki Zapadnogo i Vostochnogo Sayana* [The lichens of the Western and Eastern Sayan Mountains]. Novosibirsk: 189 p.
- Takhtajan A. L. 1978. *Floristicheskie oblasti Zemli* [The floristic regions of the World]. Leningrad: 248 p. (In Russ.).

- Urbanavichus G. P. 2014. Systematic classification of taxa of Russian lichen flora. *Flora lishaynikov Rossii: Biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostranenie i metody izucheniya lishaynikov* [Lichen flora of Russia: Biology, ecology, diversity, distribution, and methods to study lichens]. Moscow; Saint-Petersburg: 260–291. (In Russ.).
- Urbanavichus G. P., Urbanavichene I. N. 2004. [Lichen species from Baykalskiy reserve new and rare for Buryatia]. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii: Mater. III mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. Proc. 8th Intern. Sci.-Pract. Conf.]. Barnaul: 136–138. (In Russ.).
- Zhurbenko M. 1996. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk Territory, Central Siberia. *Mycotaxon.* 58: 185–232.