

ISSN 0568-5435

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

ТОМ 47

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM

TOMUS XLVII



Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
2013

Л. Г. Бязров

L. G. Biazrov

**ФОРМУЛЫ АРЕАЛОВ ЛИХЕНИЗИРОВАННЫХ ГРИБОВ
СЕМЕЙСТВА UMBILICARIACEAE ИЗ МОНГОЛИИ
НА ОСНОВЕ ОБЩЕМИРОВОЙ КАРТЫ
ЭКОРЕГИОНОВ СУШИ**

**RANGE FORMULAS OF LICHENIZED FUNGI OF THE FAMILY
UMBILICARIACEAE FROM MONGOLIA ON THE BASE
OF THE WORLD TERRESTRIAL ECOREGIONS MAP**

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33
lev.biazrov@rambler.ru

Предложена краткая, но детальная характеристика ареалов видов лишайников в виде формулы на основе биогеографического районирования суши. Формула включает обозначения биогеографических областей и биомов, в которых зафиксировано наличие вида, на общемировой карте экорегионов суши. Приведены формулы ареалов 34 видов лишайников семейства *Umbilicariaceae*, зарегистрированных на территории Монголии.

Ключевые слова: лишайники, *Lasallia*, *Umbilicaria*, карта экорегионов, формула ареала, биогеография, Монголия.

Detailed laconic description of lichens ranges is represented as a formula. The formula is based on the biogeographical subdivision of the world. The formula includes symbols of the biogeographical realms and biomes on the map of the terrestrial ecoregions of the world, where the presence of a species was recorded. The formulas of ranges are given for 34 *Umbilicariaceae* species recorded in Mongolia.

Keywords: lichens, *Lasallia*, *Umbilicaria*, ecoregions map, range formula, biogeography, Mongolia.

В последние два десятилетия значительно увеличилось число публикаций, подводющих итоги изучения ареалов ряда родов лишайников (Otte et al., 2002, 2005; Litterski, Ahti, 2004). Актуальность таких исследований возросла в связи с использованием получаемых данных в прогнозных моделях возможного биоклиматического равновесия, создаваемых для проверки последствий глобального потепления (Braidwood, Ellis, 2012). Раздел лихеногеографии присутствует практически во всех отечественных диссертационных работах, подводющих итоги изучения биоты лишайников отдельных участков суши Евразии и представленных для защиты в последние 50 лет. Исторический очерк развития лихеногеографических подходов отражен в ряде фундаментальных публикаций (Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Окснер, 1974; Голубкова, 1983). Среди работ советских

и российских лихенологов по географии лишайников были выделяющиеся оригинальным и в той или иной степени последовательным географическим анализом (Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Голубкова, 1983; Бредкина, 1984; Седельникова, 1985; Макрый, 1990; Урбанавичюс, 1998). Однако у большинства авторов соответствующий раздел работы можно рассматривать лишь как дань традиции. В их работах использована схема анализа одного из авторитетных лихенологов, в последние два десятилетия — большей частью Н. С. Голубковой (1983). В эту схему авторы включают виды лишайников, выявленные в обследованном регионе, причем нередко даже не внося коррективы в связи с появлением новых сведений о распространении и экологии видов. Отечественные лихенологи основывают рассмотрение географии лишайников на идеях А. Н. Окснера, изложенных в неопубликованной и недоступной для настоящего исследования рукописи о лишайниках Арктики, а также в нескольких публикациях (Окснер, 1944, 1946, 1974). Суть их — сочетание зонального и регионального показателей: по степени приуроченности видов к определенной природной зоне выделяют элемент биоты лишайников, а виды этого элемента затем делят на ареалогические группы по степени сходства ареалов. Подобная последовательность представляется нелогичной: поскольку анализ носит географический характер, начинать его следует с выделения ареалогических элементов, а затем среди них рассматривать зональные.

Дискуссия о проблемах биогеографии лишайников (Lichens..., 1998) показала неудовлетворенность лихенологов сложившейся практикой биогеографического анализа региональных лихенобиот, базирующегося на идеях, обнародованных еще в первой половине XIX века, когда сведения о распространении многих видов были скудными. Некоторые участники дискуссии предлагали отойти от системы наименования типов ареалов, заимствованной из географии сосудистых растений, и разработать для лишайников отдельную систему. В качестве компромисса в ходе дискуссии было предложено ориентироваться на принципы номенклатуры ареалов, разработанные для сосудистых растений Н. Meusel с соавт. (1965). Согласно этому методу, примененному к лишайникам германскими лихенологами (Litterski, Otte, 2002), типология характера распространения основана на (а) градиенте океаничности-континентальности, (б) зонах, охватываемых ареалом вида, (с) высотном положении и выражается формулой, для чего и континентальность, и зональность, и высотное положение, а также регионы получили буквенно-цифровые символы. Так, формула ареала *Umbilicaria polyphylla* следующая: austral-trop/

salp-arct CIRCPOLE (Litterski, 1999: 268–269). Оценки континентальности, зональности, высотного положения основаны на показателях сосудистых растений.

Представляется, что ни одна группа организмов не требует особой системы номенклатуры типов ареалов. Все мы обитаем на планете Земля, и распространение всех организмов связано с историей нашей планеты, физическими и биотическими факторами в разных ее частях. Эти особенности, в том числе и зональность, и континентальность, и высотное положение учитывают биогеографическое районирование Земли, и именно такое районирование, по моему глубокому убеждению, должно быть основой характеристики распространения видов, типизации их ареалов. Для этого удобно использовать мировую карту наземных экорегионов суши, размещенную в Интернете (Ecoregions..., 2001), как показано мною на примере зарегистрированных на территории Монголии видов лишайников семейства *Umbilicariaceae*. Материалы статьи были представлены в форме доклада на третьем съезде микологов России (Москва, 10–12 октября 2012 г.).

Мировая электронная карта экорегионов суши. Карта наземных экорегионов мира подготовлена специалистами Фонда дикой природы (США) и доступна в Интернете (Ecoregions..., 2001). Она предназначена для познания особенностей современного распределения комплексов наземных организмов на планете и глобального планирования мероприятий по их сохранению (Olson et al., 2001). Авторы карты рассматривают экорегионы как сравнительно крупные участки суши, содержащие характерные комплексы естественных сообществ и видов.

Экорегионы, представляющие собой четко выраженные биоты, размещены в пределах иерархической системы, хорошо знакомой всем натуралистам: это биогеографические области и биомы, вместе образующие структуру, пригодную для сравнений единиц того же ранга и идентификации репрезентативных местностей и группировок видов для целей охраны природы. При разработке карты были использованы материалы более чем 1000 биогеографов, систематиков, специалистов по охране природы, экологов всего мира.

Суша планеты разделена на восемь биогеографических областей: Австралийская — Australasia (AA), Антарктическая — Antarctic (AN), Афротропическая — Afrotropic (AT), Индо-Малайская — Indo-Malayan (IM), Неарктическая — Nearctic (NA), Неотропическая — Neotropic (NT), Океаническая — Oceania (OC), Палеарктическая — Palearctic (PA). Менее крупной единицей иерархической системы

является биом, которых насчитывается 14: 01 — тропические и субтропические влажные широколиственные леса; 02 — тропические и субтропические сухие широколиственные леса; 03 — тропические и субтропические хвойные леса; 4 — умеренные широколиственные и смешанные леса; 05 — умеренные хвойные леса; 06 — бореальные леса/тайга; 07 — тропические и субтропические злаковники, саванны и кустарниковые сообщества; 08 — умеренные злаковники, саванны и кустарниковые сообщества; 09 — затопляемые луга и саванны; 10 — горные луга и саванны; 11 — тундры; 12 — средиземноморские леса, редколесья и кустарники; 13 — пустынные и ксерофильные кустарниковые сообщества; 14 — мангры (Бязров, 2012¹: рис. 1). Каждый экорегион на карте имеет шестизначное буквенно-цифровое обозначение: первые две буквы характеризуют биогеографическую область, следующие две цифры — биом, последние две цифры — порядковый номер экорегиона в общем списке экорегионов, размещенных в пределах биома в порядке латинского алфавита. Например, экорегион Хангайские горные альпийские луга (Khangai Mountains alpine meadow), где был собран основной материал, имеет индекс PA1007, где PA — Палеарктическая область, 10 — биом горные луга и саванны, а 07 — порядковый номер в общем перечне экорегионов этого биома в пределах данной биогеографической области. Помимо такого обозначения, для каждого экорегиона даны сведения о местонахождении, приведены названия стран, территории которых охватывает экорегион, указана занимаемая площадь. На карте можно увидеть очертания экорегиона и граничащих с ним единиц того же ранга.

Материалы и метод. Ареалы составлены как по материалам автора, собранным в 1970–1980-е гг. во время работы в составе совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР на территории Монголии и хранящимся в Институте проблем экологии и эволюции РАН, так и по доступным автору публикациям (в том числе: Checklists..., 2012). Данные последних критически не анализировались.

Природно-биоклиматические условия Монголии охарактеризованы в ряде публикаций (Мурзаев, 1952; Голубкова, 1983; Береснева, 2006). В контексте настоящей работы следует подчеркнуть, что страна расположена в центре Азии, вдали от океанов, климат резко континентальный, рельеф преимущественно горный (хотя в восточ-

¹ Публикация содержит 35 карт, в том числе 34 карты точечных ареалов видов с указанием источников, использованных для составления ареала каждого вида.

ной части страны есть равнинные области, но и здесь всегда можно встретить сопку или горный хребет). Именно крупные горные поднятия (Хангай, Хэнтей, Монгольский Алтай, Гобийский Алтай) в сочетании с широкими впадинами, мелкосопочниками и относительно протяженными высокими денудационными равнинами являются характерными чертами современного геоморфологического облика страны, формирование которого началось в палеозое (Геоморфология..., 1982).

На упомянутой ранее карте экорегионов суши (Ecoregions..., 2001) территория Монголии, которая вся является частью Палеарктической биогеографической области, включает участки 12 экорегионов из 5 биомов. Это Алтайские горные леса и лесостепь (РА0502), Хангайские хвойные леса (РА0512), Саянские горные хвойные леса (РА0519), Забайкальские хвойные леса (РА0609), Даурская лесостепь (РА0804), Монголо-Маньчжурские луга и пастбища (РА0813), Селенгино-Орхонская лесостепь (РА0816), Хангайские горные альпийские луга (РА1007), Саянские альпийские луга и тундра (РА1016), Полупустыни Алашанского плато (РА1302), Пустынные степи Долины озер Гоби (РА1315), Пустынные степи Котловины Больших озер (РА1316). Некоторые экорегионы полностью расположены на территории страны, другие — частично. Из них на территории обширнейшего Хангайского нагорья, где мною проведены основные сборы представителей семейства *Umbilicariaceae*, частично или полностью располагаются участки 8 экорегионов из четырех биомов: РА0502, РА0512, РА0804, РА0813, РА0816, РА1007, РА1315, РА1316.

Среди выявленных на территории Монголии около 1000 видов лишенизированных грибов (Бязров, 2010) семейство *Umbilicariaceae* насчитывает 34 вида, из которых 6 относятся к роду *Lassalia* Mérat, а 28 — к *Umbilicaria* Hoffm. История изучения таксономии семейства опубликована многими лишенологами, в частности Окснером (1968) и Е. А. Давыдовым (Davydov, 2007). Виды семейства были объектом молекулярно-генетического исследования (Иванова, 1998, 2001; Иванова и др., 1998; Ivanova et al., 1999). Представители семейства выделяются наличием особого образования — гомфа, служащего для прикрепления жесткого моно- или полифильного листоватого таллома к субстрату. Растут они, как правило, на каменистом субстрате, но в горах Хангая я встречал (редко) представителей нескольких видов на древесине, на коре в нижней части стволов деревьев. О редких находках умбиликариевых лишайников на коре деревьев, древесине, мелкоземле сообщали и другие авторы (Koskinen, 1955; Nakulinen, 1961).

Местонахождения видов наносили на карту-бланковку (Бязров, 2012: рис. 2–35). Уместно отметить, что число нанесенных на карту точек для некоторых территорий гораздо меньше количества местонахождений, указанных для них в источниках, поскольку мелкий масштаб карты не позволял нанести их все. Местонахождения далее соотносили с охарактеризованной ранее картой экорегионов суши. Ее использование для унификации характеристики ареалов обусловлено доступностью карты практически для всех специалистов, наличием на ней координат и очертаний всех экорегионов, что позволяет легко соотнести каждое местонахождение с единицей иерархической системы. В формуле ареала вида были использованы обозначения лишь первых двух единиц иерархической системы — биогеографической области и биома. Поскольку Палеарктическая область (РА) включает части территорий Азии и Африки, а также всю Европу, дополнительно были использованы буквы a, e, f для обозначения нахождения вида в биомах внетропической Азии, Европы и Северной Африки соответственно. Таким образом, формула ареала вида представляет собой сочетание буквенных символов биогеографических областей и цифровых обозначений биомов в пределах областей, в которых было зафиксировано присутствие представителей вида.

Результаты: ареалы и формулы ареалов. На территории Монголии в разные годы различные исследователи обнаружили представителей 34 видов семейства *Umbilicariaceae* — 6 видов из рода *Lasallia* и 28 видов из рода *Umbilicaria* (Бязров, 2010). Окснер (1968) полагал, что к этому семейству принадлежат 98 видов. Однако Index Fungorum (2012) приводит 174 вида этого семейства — 19 видов рода *Lasallia* и 155 видов рода *Umbilicaria*. Таким образом, почти 20 % известных видов семейства обнаружены на территории страны, что свидетельствует о значительном видовом разнообразии представителей семейства в Монголии. Достаточно отметить, что на значительно более обширной территории Российской Федерации пока обнаружены те же 6 видов рода *Lasallia*, а в Монголии не встречены 8 видов рода *Umbilicaria*, указываемых для России (Урбанавичюс, 2010). С другой стороны, представители двух видов (*Umbilicaria angulata* и *U. phaea*), встреченные в Монголии, пока не обнаружены в России. Ранее указанный для Монголии вид *U. canescens* (Dombr.) Golubk. (Бязров, 1986), как показали позднейшие исследования, следует считать синонимом *U. aprina* Nyl. (Davydov, Zhurbenko, 2008).

В нижеприведенном списке для всех видов указаны формулы их ареалов (обозначения см. в тексте выше) и даны ссылки на карты ареалов.

Lasallia caroliniana (Tuck.) Davydov, Peršoh et Rambold (= *Umbilicaria caroliniana* Tuck.). PA04a,05a,06a,08a,10a,11a;NA04,06,11. Карта: Бязров, 2012: рис. 2.

L. papulosa (Ach.) Llapo. PA04a,05a,06a,08a,10a,13a;NA04,05,06,08,11,13; AT10;NT10. Карта: Бязров, 2012: рис. 3.

L. pennsylvanica (Hoffm.) Llapo. PA04ae,05a,06ae,08ae,10a,11ae,13a; NA04,05,06,11,13;IM01;NT02. Карта: Бязров, 2012: рис. 4.

L. pertusa (Rassad.) Llapo. PA04e,05a,06a,08ae,10a,13a;IM05;AT10. Карта: Бязров, 2012: рис. 5.

L. pustulata (L.) Merat. PA04ae,05ae,06ae,08ae,10a,11ae,12aef;NA04,06,08;IM05,07;AT10. Карта: Бязров, 2012: рис. 6.

L. rossica Dombr. PA04ae,05ae,06ae,08ae,10a,11ae. Карта: Бязров, 2012: рис. 7.

Umbilicaria altaiensis J. C. Wei et Y. M. Jiang. PA05a,06a,08a,10ae,11a,13a. Карта: Бязров, 2012: рис. 8.

U. angulata Tuck. PA10a;NA05,06,08,11;NT10? Карта: Бязров, 2012: рис. 9.

U. aprina Nyl. PA04a,05ae,06ae,08a,10ae,11e,12f,13a;NA05,11;AT10;NT04,08,10,13;OC07;AN11. Карта: Бязров, 2012: рис. 10.

U. arctica (Ach.) Nyl. PA05a,06ae,10a,11ae;NA04,05,06,08,11. Карта: Бязров, 2012: рис. 11.

U. cinerascens (Nyl.) Nyl. PA04ae,05ae,08ae,10a,12e. Карта: Бязров, 2012: рис. 12.

U. cinereorufescens (Schaer.) Frey. PA04ae,05ae,06a,08a,10a,11ae,12ef; NA05,06,11;AT10;NT10;AA10. Карта: Бязров, 2012: рис. 13.

U. crustulosa (Ach.) Lamu. PA04ae,05ae,08a,10a,11ae,12aef;NA04,05,06; IM05,13. Карта: Бязров, 2012: рис. 14.

U. cylindrica (L.) Delise. PA04ae,05aef,06ae,08ae,10af,11ae,12aef,13a; NA04,05,06,11;NT10;AA04,08,10. Карта: Бязров, 2012: рис. 15.

U. decussata (Vill.) Zahlbr. PA04ae,05aef,06ae,08a,10af,11ae,12aef,13a; NA05,06,11,13;AT10;NT04,08,10,13;AA08,10;OC01,07;AN11. Карта: Бязров, 2012: рис. 16.

U. deusta (L.) Baumg. PA04ae,05ae,06ae,08ae,10a,11ae,12aef;NA04,05,06,08,11,12;NT02;AA10. Карта: Бязров, 2012: рис. 17.

U. grisea Hoffm. PA04ae,05aef,06e,08a,10a,12aef;NA12;NT04,08;AA08,10. Карта: Бязров, 2012: рис. 18.

U. havaasii Llapo. PA05e,06e,08a,10a,12e,13a;NA05,06,08,11,12. Карта: Бязров, 2012: рис. 19.

U. hirsuta (Sw. ex Westr.) Hoffm. PA04ae,05ae,06ae,08a,10a,11ae,12aef,13a; NA04,05,06,08,11,12;NT04,08;AA04,08,10;OC01,07. Карта: Бязров, 2012: рис. 20.

U. hyperborea (Ach.) Hoffm. PA04ae,05ae,06ae,08a,10a,11ae;NA04,05,06,08,11,12,13;NT02,04,08,10;AA08,10;OC07. Карта: Бязров, 2012: рис. 21.

U. krascheninnikovii (Savicz) Zahlbr. PA04a,05a,06a,08a,10a,11ae,13a; NA04,05,06,11;IM05;AT01;NT04,08;AA08,10;AN11. Карта: Бязров, 2012: рис. 22.

U. leiocarpa DC. PA04e,05ae,06ae,08a,10a,11ae,12f;NA05,11. Карта: Бязров, 2012: рис. 23.

U. lungei Schol. PA04ae,05a,06e,08a,10a,11ae,13a;NA05,11. Карта: Бязров, 2012: рис. 24.

U. muehlenbergii (Ach.) Tuck. PA04ae,05a,06a,08a,10a,11a;NA04,05,06,08,11. Карта: Бязров, 2012: рис. 25.

U. nylanderiana (Zahlbr.) H. Magn. PA04ae,5ae,08a,10ae,11ae,12ae,13ae; NA04,05,06,11;NT04,08,10;AA08,10;AN11. Карта: Бязров, 2012: рис. 26.

U. phaea Tuck. PA05a,10a;NA05,06,08,13;NT13;OC01. Карта: Бязров, 2012: рис. 27.

U. polyphylla (L.) Baumg. PA04ae,05aef,06ae,08a,10aef,11ae,12ef;NA04,05,06,08,11;IM01;AT10;NT04,08,10;AA04,08,10;AN11. Карта: Бязров, 2012: рис. 28.

U. polyrrhiza (L.) Fr. PA04e,05ae,06ae,08a,10a,11ae,12e;NA04,05,06,08,13; NT04,08,10. Карта: Бязров, 2012: рис. 29.

U. proboscidea (L.) Schrad. PA01a,04ae,05ae,06ae,08a,10a,11ae,12a,13a; NA04,05,06,11;NT04,08,10;AA04,08,10. Карта: Бязров, 2012: рис. 30.

U. rigida (Du Rietz) Frey. PA05a,06ae,08a,10a,11ae;NA05,06,08,11. Карта: Бязров, 2012: рис. 31.

U. spodochroa Ehrh. ex Hoffm. PA04ae,05aef,06e,08a,10af,11e,12ef;NT10. Карта: Бязров, 2012: рис. 32.

U. torrefacta (Lightf.) Schrad. PA04ae,05ae,06ae,08ae,10a,11ae,12e; NA04,05,06,08,11,13. Карта: Бязров, 2012: рис. 33.

U. vellea (L.) Ach. PA04ae,05aef,06ae,08a,10aef,11ae,12aef;NA04,05,06,08,11,12,13;IM02,05,13;AT10;NT02,04,08,10;AA08,10. Карта: Бязров, 2012: рис. 34.

U. virginis Schrad. PA04ae,05aef,06ae,08a,10af,11ae,12ef,13a;NA05,06,08,11;IM05;NT01,02,13;AA08,10. Карта: Бязров, 2012: рис. 35.

Полученные в ходе исследования материалы свидетельствуют, что те или иные виды семейства *Umbelicariaceae*, указываемые для территории Монголии, находили во всех названных ранее биогеографических областях суши. Больше всего «монгольских» видов после Палеарктической области (34 вида, 100 %) в Неарктической (29, 85 %). Также относительно много (20, 59 %) их в Неотропиках, а в Австралии их больше, чем в соседней с Палеарктической Индо-Малайской области — 38 % (13 видов) и 24 % (8 видов) соответственно. К Афротропической области приурочено 26 %, или 9 «монгольских» видов, а меньше всего они представлены в Океанической и Антарктической областях — по 15 % (5 видов). Есть виды, пока обнаруженные лишь в Палеарктике, а есть и такие, чье наличие за-

фиксировано в семи областях. По сходству характера распространения видов по биогеографическим областям выделено 19 групп, число видов в которых варьирует от 1 до 8:

- PA — *Lasallia rossica*, *Umbilicaria altaiensis*, *U. cinerascens*;
 PA+NA — *L. caroliniana*, *U. arctica*, *U. havaasii*, *U. leiocarpa*,
U. lyngei, *U. muehlenbergii*, *U. rigida*, *U. torrefacta*;
 PA+IM+AT — *L. pertusa*;
 PA+NA+IM — *U. crustulosa*;
 PA+NT — *U. spodochroa*;
 PA+NA+NT — *U. angulata*, *U. polyrrhiza*;
 PA+NA+IM+AT — *L. pustulata*;
 PA+NA+IM+NT — *L. pennsylvanica*;
 PA+NA+AT+NT — *L. papulosa*;
 PA+NA+AT+NT+AA — *U. cinereorufescens*;
 PA+NA+IM+AT+NT+AA — *U. vellea*;
 PA+NA+NT+AA — *U. cylindrica*, *U. deusta*, *U. grisea*, *U. proboscidea*;
 PA+NA+IM+AT+NT+AA — *U. virginis*;
 PA+NA+NT+OC — *U. phaea*;
 PA+NA+NT+AA+OC — *U. hirsuta*, *U. hyperborea*;
 PA+NA+AT+NT+OC+AN — *U. aprina*;
 PA+NA+AT+NT+AA+OC+AN — *U. decussata*;
 PA+NA+NT+AA+AN — *U. nylanderiana*;
 PA+NA+IM+AT+NT+AA+AN — *U. krascheninnikovii*, *U. polyphylla*.
- Характеризуемым видам свойствен широкий экологический спектр: они не зафиксированы в экорегионах всего трех биомов: 03, 09 и 14. Представители всех 34 видов встречены в биомах 05, 08, 10; в экорегионах биома тайги — 33 вида, более половины видов приурочены к аридным биомам 12 и 13 (табл.).

Таблица

**Распространение встречающихся в Монголии видов семейства
Umbilicariaceae по биомам суши**

Вид	Биомы										
	01	02	04	05	06	07	08	10	11	12	13
<i>Lasallia caroliniana</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>L. papulosa</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>L. pennsylvanica</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>L. pertusa</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>L. pustulata</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>L. rossica</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0

Окончание табл.

Вид	Биомы											
	01	02	04	05	06	07	08	10	11	12	13	
<i>Umbilicaria altaiensis</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	
<i>U. angulata</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	
<i>U. aprina</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>U. arctica</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	
<i>U. cinerascens</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	
<i>U. cinereorufescens</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
<i>U. crustulosa</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. cylindrica</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. decussata</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>U. deusta</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
<i>U. grisea</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	
<i>U. havaasii</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. hirsuta</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>U. hyperborea</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>U. krascheninnikovii</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	
<i>U. leiocarpa</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	
<i>U. lyngei</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	
<i>U. muehlenbergii</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	
<i>U. nylanderiana</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. phaea</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>U. polyphylla</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
<i>U. polyrrhiza</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. proboscidea</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. rigida</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	
<i>U. spodochroa</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
<i>U. torrefacta</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. vellea</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
<i>U. virginis</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
Число видов в биооме	8	5	29	34	33	5	34	34	30	21	20	

Примечание. 0 — отсутствие вида, 1 — наличие вида. Обозначения биоомов см. в тексте (с. 182).

Обсуждение. Представленный здесь способ характеристики ареала вида в виде формулы, основанной на биогеографическом районировании суши, по моим представлениям, с одной стороны, конкретно показывает общее географическое распространение вида, с другой — дает представление о макроэкологическом спектре вида. Достаточно сравнить предлагаемую формулу ареала *Umbilicaria*

polyphylla PA04ae,05aef,06ae,08a,10aef,11ae,12ef;NA04,05,06,08,11;IM01;AT10;NT04,08,10;AA04,08,10;AN11 с характеристикой этого вида как представителя гипоарктомонтанного элемента, омнигипоарктомонтанного субэлемента, имеющего мультирегиональный тип ареала (Голубкова, 1983: 91), или с формулой austral-trop/salparct CIRCPOLE (Litterski, 1999: 268–269). Формула на основе биогеографического районирования содержит как ареалогическую, так и зональную составляющие, только последняя более детальна. Естественно, широта спектра зональности относительна, ибо, согласно геоэкологическому закону, сформулированному Н. Walter и Е. Walter (1953) и в отношении лишайников подтвержденному J. Poelt (1987), разные климатические условия в пределах ареала растения компенсируются микроусловиями местообитания, и фактическая жизнедеятельность растения проходит примерно в одинаковых условиях по всей территории его распространения. Вероятно, широко обсуждаемое ныне понятие консерватизма экологической ниши является следствием этого закона.

Анализ известного к середине 1990-х годов географического распространения видов семейства *Umbilicariaceae* Восточной Азии сделал Ц.-Ч. Вэй (1995). Показанные выше группы по сходству характера распространения видов по биогеографическим областям в значительной мере совпадают с биогеографическими элементами, рассмотренными в упомянутой работе (различия обусловлены изменением сведений о распространении ряда видов). Однако объяснение современного распределения видов лишайников проблематично. Насколько оно реально? С одной стороны, о видовом составе лишайников многих регионов Земли сведения явно недостаточны, и последующие исследования этих областей вносят значительные коррективы. В результате уже практически нет эндемичных видов лишайников в Арктике (Thomson, 1972; Andreev et al., 1996; Kristinsson et al., 2010), значительно снизилось число эндемиков в Антарктике (Øvstedal, Lewis Smith, 2001). Ранее мною сообщалось о находке *Usnea sphacelata* R. Br. в Монголии, на громадном расстоянии от ближайших местонахождений на побережье Северного Ледовитого океана (Бязров, 1979). Но позднее представителей вида нашли в Республике Алтай, в Тыве на хребте Академика Обручева, в Хакасии в районе Западно-Саянского перевала (Н. В. Седельникова, личн. сообщ., 01.11.2012), на Приполярном Урале (Седельникова, 2010). С другой стороны, всегда есть сомнения в правильности идентификации вида из единственного местонахождения, удаленного от основного ареала. Основаниями для таких сомнений служат многочисленные случаи из-

менения сложившихся ранее представлений об ареале видов разных таксономических групп после тщательной проверки специалистами правильности первоначального определения видов. Я уже упоминал о *Umbilicaria canescens* как синониме *U. aprina*. Можно привести и другой случай из моей практики. В Монголии в осоково-кобрезиевых высокогорных лугах на дернинах кобрезии я собрал образцы *Pertusaria saximontana* Wetmore, вида, ранее известного лишь из Северной Америки, где его талломы были собраны с древесины. После проверки своих образцов в гербариях университетов Хельсинки и Оттавы я сообщил об уникальной дизъюнкции и произрастании этого вида вне Северной Америки (Biazrov, 1998). Но ранее была публикация о первой находке на территории России (Таймыр) европейского вида *P. christae* Dibben et Poelt (Zhurbenko, 1996). Последующее изучение показало, что эти названия относятся к одному виду, который, по правилу приоритета, следует именовать *P. saximontana* (Zhurbenko, Lumbsch, 2006). Таким образом, первоначальная «уникальная» дизъюнкция ареала этого вида оказалась не столь необычной.

Принято считать, что виды с обширными ареалами в целом древнее видов, ареалы которых ограничены одним-двумя континентами (Poelt, 1970; Culbertson, 1972; Thomson, 1972, 1995; Jorgensen, 1983; Galloway, 1988, 1992, 1994, 2008; Hawksworth, 1988, 1994; Вэй, 1995; Galloway, Aptroot, 1995). Если это верно, то ареалы примерно трети зафиксированных в Монголии видов сем. *Umbilicariaceae* сформировались более 250 млн лет назад на некогда едином праматерике Пангея. А с учетом возможной «реликтовости» ряда видов число очень древних таксонов значительно возрастает. Однако ископаемые свидетельства столь значительного возраста современных видов лишайников пока отсутствуют. Конечно, имеются сообщения о находках лишайниковподобных организмов в отложениях раннего протерозоя (Hallbauer et al., 1977), позднего протерозоя (Yuan et al., 2005), силура (Tomescu et al., 2010), нижнего и среднего девона (Taylor et al., 1995; Jahr et al., 2003; Taylor et al., 2004), каменноугольного (Romero-Sarmiento et al., 2011), среднеюрского периода (Wang et al., 2010). И. В. Каратыгин с соавторами (2009, 2010) показали, что *Winfrenatia reticulata* Taylor, Hass et Kerp из отложений нижнего девона в Шотландии (возраст около 400 млн лет) представляет симбиоз гриба с нитчатой и коккоидной цианобактериями, то есть трехбионтный лишайник. Среди современных лишайников подобная форма симбиоза, когда в талломе наряду с грибом стабильно представлены сразу два вида цианобактерий, отсутствует, во всяком случае, пока не обнаружена. Более того, микобионт девонского лишайника близок к отде-

лу *Glomeromycota* царства грибов, а у видов этого отдела лихенизация ныне отсутствует. Недавно, также в отложениях нижнего девона (около 415 млн лет) из Великобритании, обнаружили два новых вида лишайников — цианобактериальный *Cyanolichenomycites devonicus* Honegger, Edwards et Axe и хлоробионтный *Chlorolichenomycites salopensis* Honegger, Edwards et Axe. Было высказано предположение о возможном наличии лишайников в более старых силурийских отложениях (Honegger et al., 2013). В отложениях мелового периода ископаемые лишайники пока не обнаружены, но их нередко встречали в отложениях палеогена и неогена, главным образом в янтаре возрастом до 55 млн лет (Garty et al., 1982; Sherwood-Pike, 1985; Peterson, 2000; Poinar et al., 2000; Rikkinen, Poinar, 2000, 2002, 2008; Rikkinen, 2003). Относительно хорошая сохранность ископаемых остатков лишайников в янтаре позволила определить их видовую или родовую принадлежность. Как правило, это были представители современных родов лихенизированных грибов (*Anzia*, *Calicium*, *Chaenotheca*, *Chaenothecopsis*, *Lobaria*, *Parmelia* и другие).

Итак, среди ископаемых остатков представители современной лихенобиоты пока обнаружены лишь в отложениях третичного возраста; в предшествующие геологические эпохи функционировали другие лишайниковоподобные организмы. Это подтверждают и молекулярно-генетические исследования, свидетельствующие, что в ходе геологической истории процесс лихенизации мог захватывать разные таксономические группы грибов; при этом в ходе эволюции одни группы грибов могли терять подобный симбиотический образ жизни, а другие приобретать (Gargas et al., 1995; Lutzoni et al., 2001, 2004; Nelsen et al., 2009). Также показано, что видообразование представителей ряда современных таксономических групп лишайников имело место в эоцене — миоцене (Divakar et al., 2012; Leavitt et al., 2012a, 2012b), т. е. их возраст менее 50 млн лет. Таким образом, пока только обширные размеры ареалов современных видов лишайников дают основания предполагать их по меньшей мере мезозойский возраст, когда суша была представлена единым материком Пангея. Но поскольку других подтверждений такого их возраста нет, вероятно, следует обратить внимание и на другие факторы, которые могли бы содействовать формированию обширных ареалов. Прежде всего, это перенос диаспор на длинные расстояния ветром и птицами, на что обращали внимание после Ч. Дарвина многие специалисты (Bonde, 1969; Culberson, 1972; Thomson, 1972, 1995; Окснер, 1974; Jorgensen, 1979, 1983; Карпен, Straka, 1988; Журбенко, Вехов, 2001; Galloway, 2008). Высокую вероятность участия этих агентов в формировании

ареалов организмов подтверждают наблюдения за составом биот островов. Так, если проанализировать видовой состав лишайников удаленного на 4000 км от ближайшей континентальной суши Гавайского архипелага, где возраст самого молодого острова составляет около 0.5 млн лет, а самого старого — 5 млн лет (Smith, 1995), то обнаружится значительное число видов, общих с лишайниками Евразии, Америки, Австралии, Антарктики, в том числе и представителей сем. *Umbilicariaceae*, встречаемых в Монголии. Заносу диаспор на Гавайи явно способствовали ветер и птицы, поскольку связать заселение архипелага представителями биоты с какими-либо геологическими событиями невозможно. В южном полушарии количественные показатели сходства видового состава биот ряда островов не коррелировали с расстоянием между сравниваемыми участками суши: отдельные острова, удаленные друг от друга на значительные расстояния, имели более высокие показатели сходства состава представителей биоты (мохообразные, печеночники, лишайники, папоротники) в сравнении с территориями, расстояние между которыми значительно меньше (Muñoz et al., 2004). Оказалось, что более высокий уровень сходства биот определялся расположением островов в пределах господствующих потоков воздушных масс. Это исследование показало, что анизотропный (зависимый от направления) перенос ветром диаспор на дальнее расстояние объясняет высокую степень сходства представителей биоты островных масс суши в южном полушарии, разделенных большими расстояниями (Muñoz et al., 2004). А пропагулы лишайников находятся в воздушных массах постоянно, что показали наблюдения во время возвращения на судне участников польской антарктической экспедиции из Антарктики в Польшу. С 4 марта по 13 апреля 1990 г. через каждые 12 часов отбирали пробы в чашки Петри, экспонированные для сбора содержащегося в воздухе биологического материала. Наибольшую долю в собранных пробах составили пропагулы лишайников (фрагменты талломов, изидии, соредии), причем они присутствовали практически во всех пробах (Harmata, Olech, 1991). Размер пропагул, вероятно, сказывается на скорости выпадения их из потока воздушной массы: более крупные выпадают на земную поверхность раньше. Если же мощный ураган поднимет пропагулы до стратосферных потоков, то они могут находиться в них продолжительный период времени и приземлиться в любой точке планеты. А эксперименты участников международного проекта «Литопанспермия» (*Lithopanspermia*) показали, что талломы лишайников после двухнедельного пребывания в открытом космосе после возвращения на Землю функционировали

нормально (de la Torre et al., 2010). Это позволяет предполагать высокую степень жизнеспособности части переносимых воздушными массами пропагул лишайников.

Птицы также могут перемещать диаспоры лишайников на дальние расстояния (Bailey, 1976; Bailey, James, 1979; Jorgensen, 1983). Многие виды птиц используют талломы лишайников при сооружении своих гнезд (Михеев, 1975). Соответственно, фрагменты талломов, соредии, изидии могут попадать в оперение птиц и переноситься ими. Довольно многие виды птиц совершают очень дальние перелеты, как, например, полярная крачка (*Sterna paradisaea* Pontoppidan), которая гнездится в Арктике, а зимует в Антарктике (Карри-Линдал, 1984; Egevang et al., 2010). Окольцованный поморник (*Stercorarius* sp.), гнездящийся в Антарктике среди кустиков *Usnea sphacelata*, через три месяца был обнаружен в Гренландии (Thomson, 1995), что, возможно, объясняет присутствие в Арктике *U. sphacelata*, единственного здесь вида подрода *Neuropogon*.

Следует упомянуть и перемещение на большие расстояния заготавливаемой необработанной древесины и упавших в реки деревьев вместе с сохранившимися на коре и древесине бревен эпифитными и эпиксильными лишайниками, обогатившее видовое разнообразие лишайников Антарктики (Lindsay, 1973), Шпицбергена (Westman, 1973), Гренландии (Alstrup, 1977). Именно с таким перемещением плавника, возможно, связано пока единственное местонахождение в Евразии (Керетский архипелаг и некоторые участки побережья в Кандалакшском заливе Белого моря) *Lecanora xylophila* Hue — вида, встречающегося на древесине на побережье Северной Америки (Himelbrant, Kuznetsova, 2002).

Таким образом, современные ареалы лишайников сформировались не только из-за особенностей геологической истории Земли. Этому процессу способствовали перемещения воздушных масс, птиц, хозяйственная деятельность людей. Я не сомневаюсь в древности лишайников как формы адаптации грибов к биоклиматическим условиям палеозоя и протерозоя. Но среди современных таксонов лишайников вряд ли есть виды, существовавшие в те геологические эры. Каков же возраст современных видов лишайникованных грибов? Ископаемые остатки и молекулярно-генетические исследования пока датируют его максимум палеогеном. Но эти данные относятся к очень ограниченному числу современных родов. Вполне возможно, что среди многообразия не изученных в этом отношении семейств и родов могут быть и гораздо более древние таксоны, в том числе и среди представителей семейства *Umbilicariaceae*. Косвенный ответ о

возрасте, вероятно, можно получить сравнением районирования современной лишенобиоты (Lücking, 2003; Feuerer, Hawksworth, 2007) с палеобиогеографическим районированием предшествующих геологических периодов. Так, по величинам коэффициентов сходства видового состава лишайников (общий список включал 18 882 вида) в границах 35 областей 6 царств сосудистых растений, предложенных А. Л. Тахтаджяном в издании 1986 г. (Takhtajan, 1986), Т. Feuerer и D. Hawksworth (2007) выделили четыре крупных единицы, по рангу соответствующие царствам использованной схемы флористического деления суши: голарктическую (D), пантропическую (B), субантарктическую и австралийскую (C), океаническую (A). Несовпадение с выделами районирования сосудистых растений можно интерпретировать как подтверждение более древнего возраста современного состава видов лишайнизированных грибов. Но систему районирования Тахтаджяна (1978) также корректируют (Камелин, 2012), так что задачу о геологическом возрасте нынешних видов лишайников, возможно, решат будущие исследования.

Литература

- Береснева И. А. Климаты аридной зоны Азии. М., 2006. 287 с. — Бредкина Л. И. Ареалогический анализ лишенофлоры Центрального Тянь-Шаня // Новости систематики низших растений. 1984. Т. 21. С. 144–149. — Бязров Л. Г. *Usnea sulphurea* (Koenig) Th. Fr. из Монгольской Народной Республики // Новости систематики низших растений. 1979. Т. 16. С. 127–129. — Бязров Л. Г. Дополнения к флоре лишайников Хангая (МНР). 1. Семейство Umbilicariaceae Fee // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1986. Т. 91, № 6. С. 99–101. — Бязров Л. Г. Видовой состав лишенобиоты Монголии. Версия 7. 2010. URL: <http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov.html> — Бязров Л. Г. Ареалы и формулы ареалов видов семейства Umbilicariaceae (лишайнизированные Ascomycota), выявленных на территории Монголии. 2012. URL: http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_Umbilicariaceae.doc — Вэй Ц.-Ч. Анализ систематики и географии лишайников сем. Umbilicariaceae Восточной Азии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 33 с. — Геоморфология Монгольской Народной Республики / Ред. Н. А. Флоренсов, С. С. Коржув. М., 1982. 259 с. — Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с. — Журбенко М. П., Вехов Н. В. Лишайники на обнаженной древесине построек архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 34. С. 126–134. — Иванова Н. В. Структура и эволюция генов рРНК у лишайников семейства Umbilicariaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 22 с. — Иванова Н. В. Молекулярные методы в лишенологии и микологии — смена «золотых стандартов» или разумный compro-

мисс? // Вторая Рос. лихенол. шк. и Междунар. симпозиум молодых лихенологов «Лишайники аридных зон», Волгоград, 2–9 мая 2001 г. Волгоград, 2001. С. 22. — Иванова Н. В., ДеПрист П. Т., Боброва В. К., Троицкий А. В. Интроны группы 1 в грибной 18s рДНК лишайников семейства Umbilicariaceae // Докл. Академии наук. 1998. Т. 363, № 3. С. 400–404. — Камелин Р. В. Флористическое районирование суши: новые решения некоторых проблем // Ботан. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1481–1489. — Каратыгин И. В., Снигиревская Н. С., Викулин С. В. *Winfrenatia reticulata* — древнейший наземный лишайник из нижнего девона; новая находка, новая интерпретация // Палеонтол. журн. 2009. Т. 43, № 1. С. 100–106. — Каратыгин И. В., Снигиревская Н. С., Викулин С. В. Симбиоз гриба и цианобактерий в девоне // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, № 1. С. 31–36. — Карри-Линдал К. Птицы над сушей и морем. Глобальный обзор миграции птиц. М., 1984. 204 с. — Макаревич М. Ф. Анализ лихенофлоры Украинских Карпат. Київ, 1963. 263 с. — Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 199 с. — Михеев А. В. Определитель птичьих гнезд. М., 1975. 171 с. — Мурзаев Э. М. Монгольская Народная Республика. М., 1952. 471 с. — Окснер А. Н. К происхождению ареала биполярных лишайников // Ботан. журн. 1944. Т. 29, № 6. С. 243–256. — Окснер А. Н. Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М., 1946. С. 475–490. — Окснер А. М. Флора лишайников Украины. Т. 2. Київ, 1968. 500 с. — Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Л., 1974. Вып. 2. С. 1–283. — Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с. — Седельникова Н. В. Видовое разнообразие лишайников проектируемого природного парка «Маньинский» и бассейна р. Малая Сосьва (Приполярный Урал, Ханты-Мансийский автономный округ — Югра) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. № 10. С. 3–36. URL: http://www.ipdn.ru/rics/ve2/_private/a10/3-36.pdf — Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с. — Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Учен. зап. Тартуского ун-та. Тр. по ботанике. 1970. Т. 9, вып. 268. С. 5–233. — Урбанавичюс Г. П. Биогеографические закономерности формирования флоры лишайников Южного Прибайкалья: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1999. 26 с. — Урбанавичюс Г. П. (составитель). Список лихенофлоры России. СПб., 2010. 194 с. — Alstrup V. Cryptogams in imported timber in West Greenland // Lichenologist. 1977. Vol. 9. P. 113–117. — Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. P. 137–169. — Bonde E. K. Plant disseminules in wind-blown debris from a glacier in Colorado // Arctic and Alpine Res. 1969. Vol. 1. P. 135–139. — Braidwood D., Ellis C. J. Bioclimatic equilibrium for lichen distributions on disjunct continental landmasses // Botany. 2012. Vol. 90. P. 1316–1325. — Checklists of lichens and lichenicolous fungi. A global information system for

the biodiversity of lichens and lichenicolous fungi. URL: http://www.biologie.uni-hamburg.de/checklists/lichens/portalspages/portalspage_checklists_switch.htm (date of access: 03.11.2012). — Culberson W. L. Disjunctive distributions in the lichen-forming fungi // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1972. Vol. 59. P. 165–173. — Davydov E. A. Approaches to a classification of the family Umbilicariaceae (lichenised Ascomycota) by anatomical and morphological characters // *Turczaninowia*. 2007. Vol. 10. P. 51–57. — Davydov E. A., Zhurbenko M. P. Contribution to Umbilicariaceae (lichenized Ascomycota) studies in Russia I. Mainly Arctic species // *Herzogia*. 2008. Vol. 21. P. 157–166. — Divakar P. K., Del-Prado R., Lumbsch H. T., Wedin M., Esslinger T. L., Leavitt S. D., Crespo A. Diversification on the newly recognized lichen-forming fungal lineage *Montanelia* (Parmeliaceae, Ascomycota) and its relation to key geological and climatic events // *Amer. J. Bot.* 2012. Vol. 99. P. 2014–2026. — Ecoregions. World Wildlife Funds. 2001. URL: <http://worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world> — Egevang C., Stenhouse I. J., Phillips R. A., Petersen A., Fox J. W., Silk J. R. D. Tracking of arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration // *PNAS*. 2010. Vol. 107. P. 2078–2081. — Feuerer T., Hawksworth D. L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions // *Biodivers. and Conservation*. 2007. Vol. 16. P. 85–98. — Galloway D. J. Plate tectonics and the distribution of cool temperate Southern Hemisphere macrolichens // *Bot. J. Linn. Soc.* 1988. Vol. 96. P. 45–55. — Galloway D. J. Biodiversity: a lichenological perspectives // *Biodivers. and Conservation*. 1992. Vol. 1. P. 312–323. — Galloway D. J. Biogeography and ancestry of lichens and other Ascomycetes // *Ascomycete systematics. Problems and perspectives in the Nineties*. NATO Advanced Sci. Inst. Ser. New York, 1994. P. 175–184. — Galloway D. J. Lichen biogeography // *Lichen Biol.* 2nd ed. Cambridge, 2008. P. 315–335. — Galloway D. J., Aptroot A. Bipolar lichens: a review // *Cryptog. Bot.* 1995. Vol. 5. P. 184–191. — Gargas A., DePriest P. T., Grube M., Tehler A. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny // *Science*. 1995. Vol. 268. P. 1492–1495. — Garty J., Giele C., Krumbein W. E. On occurrence of pyrite in a lichen-like inclusion in Eocene amber (Baltic) // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 1982. Vol. 39. P. 139–147. — Hakulinen R. Die Flechtengattung *Umbilicaria* in Ostfennoskandien und angrenzenden Teilen Norwegens // *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*. 1961. T. 32, № 6. P. 1–87. — Hallbauer D. K., Jahns H. M., Beltman H. A. Morphological and anatomical observations on some Precambrian plants from the Witwatersrand, South Africa // *Geol. Rundschau*. 1977. Bd 66. S. 477–491. — Harmata K., Olech M. Transect for aerobiological studies from Antarctica to Poland // *Grana*. 1991. Vol. 30. P. 458–463. — Hawksworth D. L. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens // *Bot. J. Linn. Soc.* 1988. Vol. 96. P. 3–20. — Hawksworth D. L. The recent evolution of lichenology: a science for our times // *Cryptog. Bot.* 1994. Vol. 4. P. 117–129. — Honegger R., Edwards D., Axe L. The earliest re-

cords of internally stratified cyanobacterial and algal lichens from the Lower Devonian of the Welsh Borderland // *New Phytol.* 2013. Vol. 197. P. 264–275. — Index Fungorum. URL: <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp> (date of access: November 2012). — Ivanova N. V., DePriest P. T., Bobrova V. K., Troitsky A. V. Phylogenetic analysis of the lichen family Umbilicariaceae based on nuclear *Its1* and *Its2* rDNA sequences // *Lichenologist.* 1999. Vol. 31. P. 477–489. — Jähren A. H., Porter S., Kuglitsch J. J. Lichen metabolism identified in Early Devonian terrestrial organisms // *Geology.* 2003. Vol. 31. P. 99–102. — Jørgensen P. M. The phytogeographical relationships of the lichen flora of Tristan da Cunha (excluding Gough Island) // *Canad. J. Bot.* 1979. Vol. 57. P. 2279–2282. — Jørgensen P. M. Distribution patterns of lichens in the Pacific region // *Austral. J. Bot., Suppl. Ser.* 1983. № 10. P. 43–66. — Kappen L., Straka H. Pollen and spores transport into the Antarctic // *Polar Biol.* 1988. Vol. 8. P. 173–180. — Koskinen A. Über die Kryptogamen der Bäume, besonders die Flechten, im Gewässergebiet des Päijänne sowie an den Flüssen Kalajoki, Lestijoki und Pyhäjoki. Floristische, soziologische und ökologische Studie I. Helsinki, 1955. 176 S. — Kristinsson H., Hansen E. S., Zhurbenko M. Panarctic lichen checklist // Database compiled at the initiative of CAFF-Flora group. Outprint of 22 December 2006. 53 p. — Leavitt S. D., Esslinger T. L., Divakar P. K., Lumbsch H. T. Miocene and Pliocene dominated diversification of the lichen-forming fungal genus *Melanohalea* (Parmeliaceae, Ascomycota) and Pleistocene population expansions // *BMC Evol. Biol.* 2012a. Vol. 12, № 176. P. 18. — Leavitt S. D., Esslinger T. L., Lumbsch H. T. Neogen-dominated diversification in Neotropical montane lichens: dating divergence events in the lichen-forming fungal genus *Oropogon* (Parmeliaceae) // *Amer. J. Bot.* 2012b. Vol. 99. P. 1764–1777. — Lichens: a special case in biogeographical analysis // *Intern. Lichenol. Newsl.* 1998. Vol. 31. P. 18–24. — Lindsay D. C. Probable introductions of lichens to South Georgia // *Brit. Antarct. Surv. Bull.* 1973. Vol. 33–34. P. 169–172. — Litterski B. Pflanzengeographische und ökologische Bewertung der Flechtenflora Mecklenburg-Vorpommerns // *Diss. Bot.* 1999. Bd 307. S. 1–391. — Litterski B., Ahti T. World distribution of selected European *Cladonia* species // *Symb. Bot. Upsal.* 2004. Vol. 34. P. 205–236. — Litterski B., Otte V. Biogeographical research on European species of selected lichen genera // *Biblioth. Lichenol.* 2002. Vol. 82. P. 83–90. — Lücking R. Takhtajan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis // *Lichenologist.* 2003. Vol. 35. P. 33–54. — Lutzoni F., Kauff F., Cox C. et al. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits // *Amer. J. Bot.* 2004. Vol. 91. P. 1446–1480. — Lutzoni F., Pagel M., Reeb V. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors // *Nature.* 2001. Vol. 411. P. 937–940. — Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. Bd 1. 583 S. — Muñoz J., Felicísimo A. M., Cabezas F., Burgaz A. R., Martínez I. Wind as a long distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere // *Science.* 2004. Vol. 304. P. 1144–1147. — Nelsen M. P.,

Lücking R., Grube M., Mbatchou J. S., Muggia L., Plata E. R., Lumbsch H. T. Unravelling the phylogenetic relationships of lichenised fungi in Dothideomyceta // *Stud. Mycol.* 2009. Vol. 64. P. 135–144. — Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // *BioScience*. 2001. Vol. 51. P. 933–938. — Otte V., Esslinger T. L., Litterski B. Biogeographical research on European species of the lichen genus *Physconia* // *J. Biogeogr.* 2002. Vol. 29. P. 1125–1141. — Otte V., Esslinger T. L., Litterski B. Global distribution of the European species of the lichen genus *Melanelia* Essl. // *J. Biogeogr.* 2005. Vol. 32. P. 1221–1241. — Peterson E. B. An overlooked fossil lichen (Lobariaceae) // *Lichenologist*. 2000. Vol. 32. P. 298–300. — Poelt J. Das Konzept der Artenpaare bei den Flechten // *Vorträge Gesamtgeb. Bot. N. F.* 1970. Bd 4. S. 187–198. — Poelt J. Das Gesetz der relativen Standortskonstanz bei den Flechten // *Bot. Jahrb. Syst.* 1987. Bd 108. S. 363–371. — Poinar G. O., Peterson E. B., Platt J. L. Fossil *Parmelia* in New World amber // *Lichenologist*. 2000. Vol. 32. P. 263–269. — Rikkinen J. Calicioid lichens from European Tertiary amber // *Mycologia*. 2003. Vol. 95. P. 1032–1036. — Rikkinen J., Poinar G. O. A new species of resinicolous *Chaenothecopsis* (Mycocaliciaceae, Ascomycota) from 20 million year old Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi // *Mycol. Res.* 2000. Vol. 104. P. 7–15. — Rikkinen J., Poinar G. O. Fossilised *Anzia* (Lecanorales, lichen-forming Ascomycota) from European Tertiary amber // *Mycol. Res.* 2002. Vol. 106. P. 984–990. — Rikkinen J., Poinar G. O. A new species of *Phyllopsora* (Lecanorales, lichen-forming Ascomycota) from Dominican amber, with remarks on the fossil history of lichens // *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 59. P. 1007–1011. — Romero-Sarmiento M.-F., Riboulleau A., Vecoli M., Laggoun-Defarge F., Versteegh G. J. M. Aliphatic and aromatic biomarkers from Carboniferous coal deposits at Dunbar (East Lothian, Scotland): Paleobotanical and paleoenvironmental significance // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*. 2011. Vol. 309. P. 309–326. — Sherwood-Pike M. A. *Pelicothallo* dilcher, an overlooked fossil lichen // *Lichenologist*. 1985. Vol. 17. P. 114–115. — Smith C. W. Notes on long-distance dispersal in Hawaiian lichens: ascospore characters // *Cryptog. Bot.* 1995. Vol. 5. P. 209–213. — Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley, 1986. 523 p. — Taylor T. N., Hass H., Kerp H. A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie chert // *Amer. J. Bot.* 1997. Vol. 84. P. 992–1004. — Taylor T. N., Hass H., Remy W., Kerp H. The oldest fossil lichen // *Nature*. 1995. Vol. 378. P. 244. — Taylor W. A., Free C., Boyce C., Helgemo R., Ochoada J. SEM analysis of Spongiophyton interpreted as a fossil lichen // *Int. J. Pl. Sci.* 2004. Vol. 165. P. 875–881. — Thomson J. W. Distribution patterns of American arctic lichens // *Canad. J. Bot.* 1972. Vol. 50. P. 1135–1156. — Thomson J. W. The distribution of Arctic lichens and thoughts concerning their origin // *Lichenologist*. 1995. Vol. 27. P. 411–416. — Tomescu A. M. F., Tate R. W., Mack N. G., Calder V. J. Simulating fossilization to resolve the taxonomic affinities of thalloid fossils in Early Silurian (ca. 425 Ma) terrestrial assemblages // *Biblioth. Li-*

chenol. 2010. Vol. 105. P. 183–189. — Torre R. de la, Sancho L. G., Horneck G. et al. Survival of lichens and bacteria exposed to outer space conditions — results of the lithopanspermia experiments // *Icarus*. 2010. Vol. 208. P. 735–748. — Walter H., Walter E. Einige allgemeine Ergebnisse unserer Forschungsreise nach Südwestafrika 1952/53: Das Gesetz der relativen Standortskonstanz; das Wesen der Pflanzengemeinschaften // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1953. Bd 66. S. 228–236. — Wang X., Krings M., Taylor T. N. A thalloid organism with possible lichen affinity from the Jurassic of northeastern China // *Rev. Paleobot. Palynol.* 2010. Vol. 162. P. 591–598. — Westman L. Notes on the taxonomy and ecology of an arctic lichen: *Lecanora symmicta* var. *sorediosa* Westm. // *Lichenologist*. 1973. Vol. 5. P. 457–460. — Yuan X., Xiao S., Taylor T. N. Lichen-like symbiosis 600 million years ago // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 1017–1020. — Zhurbenko M. Lichens and lichenicolous fungi of the Northern Krasnoyarsk territory, Central Siberia // *Mycotaxon*. 1996. Vol. 58. P. 185–232. — Zhurbenko M. P., Lumbsch H. T. *Pertusaria christae* is a synonym of *P. saximontana* // *Lichenologist*. 2006. Vol. 38. P. 487–490.