

На правах рукописи



**Цуриков
Андрей Геннадьевич**

**ЛИХЕНОБИОТА БЕЛАРУСИ: АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ И
ПЕРСПЕКТИВЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**

03.02.12 – «Микология»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург
2021

Работа выполнена в учреждении образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Научный консультант доктор биологических наук, доцент
Мучник Евгения Эдуардовна

Официальные оппоненты: **Криворотов Сергей Борисович**
доктор биологических наук, профессор
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Кубанский государственный университет»,
профессор

Нотов Александр Александрович
доктор биологических наук, профессор
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Тверской государственный университет»,
профессор

Сонина Анжелла Валерьевна
доктор биологических наук, доцент
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Петрозаводский государственный университет»,
заведующий кафедрой

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт экологии растений и
животных Уральского отделения Российской
академии наук

Защита диссертации состоится «13» октября 2021 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, dissovet.d00221101@binran.ru.

Автореферат разослан «___» _____ 2021 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Сизоненко Ольга Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Изучение и сохранение биологического разнообразия являются важнейшими задачами рационального природопользования. Лишайники, как неотъемлемый компонент природных сообществ и звено пищевых цепей, участвуют в азотном обмене, процессах гумусонакопления, поддержания водного и теплового балансов, предохранения почвы от водной и ветровой эрозии, чем существенно влияют на функционирование наземных экосистем. Велика роль лишайников и в сложении биологического разнообразия региона в целом. Однако степень изученности лишайнобиоты практически всегда заметно отстает от изученности более крупных и потому более заметных высших растений и мохообразных (Мучник, 2003; Назарчук, 2011; Урбанавичюс, Фадеева, 2018).

История изучения лишайников территории современной Беларуси насчитывает 240 лет. За этот продолжительный период накопился значительный объем информации, требующий ревизии и анализа. Отметим, что большая часть лишайнологических исследований в Беларуси касалась изучения разнообразия лишайников отдельных административных или природных территорий, выявления экологических особенностей лишайнобиоты или созологического статуса отдельных видов лишайников. Результатом изучения этих аспектов явились семь диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук (Цеттерман, 1948; Семенова, 1953; Голубков, 1992; Кравчук, 2001; Цуриков, 2009; Белый, 2013б; Яцына, 2014в). В то же время, в белорусской лишайнологии до последнего времени крайне редко применялись современные химические (ТСХ, ВЭЖХ) и молекулярно-генетические методы исследований, а также не проводились попытки обобщить и критически проанализировать накопленные по всей территории страны данные. В связи с этим возникла необходимость:

1. ревизии отдельных групп лишайников с применением современных химических и молекулярно-генетических методов исследований;
2. создания аннотированного списка видов лишайников и лишайнофильных грибов с учетом современных концепций таксонов;
3. комплексного анализа выявленного разнообразия лишайнобиоты Беларуси;
4. оптимизации классической системы жизненных форм с учетом современных данных морфологии для лучшего отражения variability биоморф лишайников лесной зоны;
5. разработки методов оценки ресурсного запаса видов эпифитных лишайников для раскрытия перспектив рационального использования лишайнобиоты Республики Беларусь.

Таким образом, данное направление исследований соответствует мировым тенденциям развития науки и является актуальным.

Цель и задачи исследования. Целью исследования является комплексный анализ разнообразия лишайнобиоты Беларуси, а также поиск путей ее рационального использования.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Составить аннотированный список лишенобиоты Беларуси, включающий данные о распространении и субстратной приуроченности видов.
2. Выполнить таксономический анализ лишенобиоты, выявить ее зонально-региональные особенности в сравнении с лишенобиотами некоторых сопредельных регионов.
3. Выявить динамику лишенобиоты в современных биоклиматических условиях на основании результатов географического анализа.
4. Дополнить существующие системы жизненных форм лишайников для максимального охвата биоморф, характерных для лесных сообществ, провести биоморфологический анализ лишенобиоты, установить тенденции экологической приуроченности отдельных классов и групп жизненных форм.
5. Оценить разнообразие, структуру и некоторые особенности основных эколого-субстратных групп лишайников.
6. Провести ревизию отдельных таксономических групп лишайников Беларуси, уточнить разнообразие, экологию и охранный статус некоторых охраняемых видов лишайников.
7. Разработать метод оценки ресурсного запаса листоватых эпифитных лишайников, произвести оценку содержания вторичных метаболитов в слоевищах *Hypogymnia physodes* сосновых лесов юго-востока Беларуси.

Научная новизна. Впервые составлен аннотированный список видов лишенобиоты Беларуси, включающий данные о распространении и субстратной приуроченности видов. Лишенобиота насчитывает 722 вида, 3 подвида, 1 разновидность и 1 форму лишайников и лишенофильных грибов из 237 родов, 88 семейств, 44 порядков, 11 классов, 2 отделов. Из них два вида описаны как новые для науки, еще 78 видов впервые приводится для территории Беларуси. По результатам молекулярно-генетического анализа предложена 1 новая номенклатурная комбинация и введен 1 новый таксономический статус. 99 видов лишайников и лишенофильных грибов исключены из списка лишенобиоты Беларуси на основании переопределения гербарных образцов или как сомнительные находки. Результаты работы были использованы при составлении современной системы грибов и грибоподобных организмов.

Впервые проведены таксономический, географический, биоморфологический и эколого-субстратный анализы лишенобиоты Беларуси. Показано промежуточное, «эктонное» положение лишенобиоты Беларуси, ее связующая роль между лишенобиотами Литвы и Латвии, как территорий с субокеаническим климатом, и значительно более континентальной лишенобиотой Центрального Нечерноземья России. Выявлены тенденции неморализации и аридизации лишенобиоты Беларуси, заключающиеся в увеличении доли неморальных и аридных лишайников в ее структуре, а также в увеличении частоты встречаемости многих аридных видов.

Предложена система жизненных форм лишайников лесных сообществ, основанная на интеграции иерархической системы жизненных форм и морфолого-анатомического подхода. В ряду классов жизненных форм лишайников, а также групп в пределах каждого класса показана тенденция изменения структуры

таллома в связи с адаптацией к существованию в более освещенных и сухих условиях.

Впервые проведены ревизии лишайников родов *Cetrelia*, *Hypotrachyna*, *Lepraria*, *Parmelia*, *Parmotrema*, *Punctelia*, *Xanthoparmelia*, группы *Cladonia chlorophaea-ruxidata* Беларуси. Статистически доказана возможность использования структуры и цвета нижней поверхности таллома при определении видов *Hypotrachyna afrorevoluta* и *H. revoluta*.

Обоснована хозяйственная значимость лишайника *Hypogymnia physodes*. Установлена связь проективного покрытия с удельной массой слоевищ *H. physodes*. Определен вид зависимости для вычисления массы лишайника на 1 гектаре выдела конкретного типа леса. Проведены оценки запаса *H. physodes* для ГЛХУ «Гомельский лесхоз», среднее содержание атранорина и хлоратранорина, а также суммарное содержание вторичных метаболитов в слоевищах *H. physodes*.

Результаты и выводы, полученные в данной работе, являются новыми для исследованной территории, а во многих аспектах – новыми для науки в целом.

Практическая значимость. Создана коллекция лишайников (>4 тыс. образцов), которая включена в Научный гербарий Белорусского Полесья Гомельского государственного университета им. Ф. Сорины (GSU). Отдельные образцы переданы в гербарии Галле-Виттенбергского университета имени Мартина Лютера (HAL), Гданьского университета (UGDA), Лундского университета (LD), Хельсинкского университета (H).

По результатам созологического анализа предложено внести в список лишайников-кандидатов на включение в очередное издание Красной книги Республики Беларусь виды *Cetrelia cetrarioides* s. str. с присвоением наивысшей категории национальной природоохранной значимости (1 категория; CR), *C. monachorum* (2 категория; EN), *C. olivetorum* (2 категория; EN), *Hypotrachyna afrorevoluta* (1 категория; CR), *Parmotrema perlatum* (1 категория; CR), *Punctelia borrieri* (1 категория; CR), *P. jeckeri* (2 категория; EN). Рекомендуются перевести виды *Punctelia subrudecta* с 1 категории охраны (CR) на более низкую (EN), а *Hypotrachyna revoluta* с 3 категории охраны (VU) на более высокую (EN).

Применение результатов исследования по устойчивому лесопользованию в сосновых насаждениях, произрастающих на избыточно увлажненных землях, реализовано в виде информационных материалов, переданных в Гомельское ПЛХО.

Разработана методология сбора эпифитных лишайников, имеющих хозяйственное значение: получен патент Республики Беларусь на полезную модель № 9574 – щетка для сбора эпифитных лишайников, а также патент Республики Беларусь № 20311 на изобретение «Способ определения запаса эпифитного лишайника».

Полученные в работе данные вошли в лекционные курсы и практикумы студентов кафедры ботаники и физиологии растений биологического факультета УО «Гомельский государственный университета имени Франциска Скорины», кафедры экологии, ботаники и охраны природы биологического факультета ФГАО УВО «Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева», а также легли в основу двух учебных пособий: «Листоватые и

кустистые городские лишайники: атлас-определитель» с грифом учебно-методического объединения высших учебных заведений Республики Беларусь и «Определитель лишайников Самарской области. Ч. 1. Листоватые, кустистые и слизистые виды» с грифом учебно-методического совета по биологии Федерального учебно-методического объединения «Биологические науки».

Методы исследования. В работе использовано сочетание классических сравнительно-морфологических методов идентификации образцов с современными химическими методами тонкослойной и высокоэффективной жидкостной хроматографии и молекулярно-генетическими, основанными на амплификации и секвенировании фрагментов маркерных генов и последующим филогенетическим анализом нуклеотидных последовательностей.

Статистическую обработку данных проводили с помощью базовой статистики, корреляционного, кластерного, регрессионного и дисперсионного анализов, а также путем построения таблиц сопряженности в программах Microsoft Excel 365, «R» с надстройкой ExStatR и SPSS Statistics.

Положения, выносимые на защиту.

1. Лихенобиота Беларуси насчитывает 722 вида, 3 подвида, 1 разновидность и 1 форму лишайников и лихенофильных грибов из 237 родов, 88 семейств, 44 порядков, 11 классов, 2 отделов. Указания о нахождении 99 видов, известных в Беларуси ранее, следует считать ошибочными.

2. Лихенобиота Беларуси занимает промежуточное, «экотонное» положение между лихенобиотами Литвы и Латвии, включающих территории с субокеаническим климатом, и значительно более континентальной лихенобиотой Центрального Нечерноземья России.

3. В настоящее время наблюдаются тенденции неморализации и аридизации лихенобиоты Беларуси, проявляющиеся в увеличении доли неморальных и аридных лишайников в ее структуре, а также в увеличении частоты встречаемости многих аридных видов, что связано с современными биоклиматическими условиями.

4. Лихенобиота Беларуси насчитывает 30 групп, 4 класса, 3 типа и 2 отдела жизненных форм. На территории страны преобладают мезофитные лесные виды лишайников (266; 42.6%), высока доля эвритоппных таксонов (259; 41.4%). Число лишайников, предпочитающих ксерофитные условия, относительно невелико (100; 16.0%).

5. В Беларуси преобладают эпифитные лишайники – 432 вида. Основными видами форофитов выступают *Quercus robur*, *Alnus* spp., *Populus tremula*, *Betula* spp., *Pinus sylvestris* и *Picea* spp. Другими распространенными эколого-субстратными группами являются эпиксильная (199 видов), эпилитная (166) и эпигейная (126). Число представителей, колонизирующих другие типы субстратов, невелико.

6. Комплекс *Cladonia* рухidata-chlorophaea на территории Беларуси представлен 11 видами, из которых наиболее распространенным представителем является *Cladonia grayi* (44.3% образцов). Род *Lepraria* представлен 10 видами, *Xanthoparmelia* – 6, *Parmelia* – 5, *Cetrelia* – 3. Роды *Hypotrachyna*, *Parmotrema* и

Punctelia включают по 2 вида. Охранный статус представителей родов *Cetrelia*, *Hypotrachyna*, *Parmotrema* и *Punctelia* требует пересмотра.

7. Величины проективного покрытия и удельной массы *Hypogymnia physodes* в сосновых лесах зависят от возраста и типа древостоя и статистически связаны. В среднем 1 проценту проективного покрытия лишайником ствола сосны соответствует 1.1 г/м² слоевищ. Ресурсный запас *H. physodes* для ГЛХУ «Гомельский лесхоз» составляет не менее 240 т. Суммарное содержание вторичных метаболитов в слоевищах *H. physodes* юго-востока Беларуси составляет 170–210 мг/г сухой массы лишайника.

Личный вклад соискателя. В диссертации приведены данные, полученные при личном участии автора на всех этапах проведения работ: определении цели и задач исследования, разработки программы и методики проведения всего комплекса полевых и лабораторных исследований, анализа и математической обработки экспериментального материала, обобщения полученных результатов и подготовки публикаций.

Апробация работы. Материалы исследования были представлены на следующих научных конференциях, симпозиумах и семинарах: Научная конференция «Природные ресурсы Национального парка «Припятский» и других особо охраняемых природных территорий Беларуси: изучение, сохранение, устойчивое использование», Лясковичи, Беларусь, 2009; II (IV) Всероссийская молодежная научно-практическая конференция «Перспективы развития и проблемы современной ботаники», Новосибирск, Россия, 2010; Международная научная конференция «Фіторізноманіття прикордонних територій України, Росії та Білорусі у постчорнобильський період», Чернигов, Украина, 2010; XVIII Симпозиум Балтийских микологов и лишенологов и 19 Съезд Северного лишенологического общества «Fungi and Lichens in the Baltics and Beyond», Дубингяй, Литва, 2011; 7 Симпозиум Международной лишенологической ассоциации «Lichens: from genome to ecosystems in a changing world», Бангкок, Таиланд, 2012; III Международная научно-практическая конференция «Молодые исследователи – ботанической науке 2012», Гомель, Беларусь, 2012; VIII Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы экологии», Гродно, Беларусь, 2012; 20 Съезд Северного лишенологического общества «In the Footsteps of Erik Acharius», Вадстена, Швеция, 2013; XIII Съезд Русского ботанического общества «Современная ботаника в России» и конференция «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна», Тольятти, Россия, 2013; IX Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы экологии», Гродно, Беларусь, 2013; II Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты», Минск, Беларусь, 2013; X Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы экологии», Гродно, Беларусь, 2014; XIX Симпозиум Балтийских микологов и лишенологов, Шчеде, Латвия, 2014; Международная научно-практическая конференция, посвященная 80-летию со дня рождения известного белорусского геоботаника Сапегина Леонида Михайловича «Геоботанические исследования естественных экосистем: проблемы и пути их

решения», Гомель, 2015; 21 Съезд Северного лихенологического общества, Стейнхьер, Норвегия, 2015; 8 Симпозиум Международной лихенологической ассоциации «Lichens in Deep Time», Хельсинки, Финляндия, 2016; XX Симпозиум Балтийских микологов и лихенологов и 22 Съезд Северного лихенологического общества, Гданьск, Польша, 2017; Ежегодная конференция «Systematikdagarna», Гетеборг, Швеция, 2019; 23 Съезд Северного лихенологического общества, Пярнумаа, Эстония, 2019.

Публикации по теме диссертации. По теме диссертации опубликовано более 80 работ, в том числе 25 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, включая 21 статью в журналах, входящих в списки Web of Science и Scopus, 2 патента, 1 монография, 1 учебное пособие с грифом УМО РБ, 1 учебное пособие с грифом УМО РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы и трех приложений, вынесенных в отдельный том. Объем 1-го (основного) тома составляет 364 страницы, включая 89 рисунков, 20 таблиц, библиографию из 962 наименований (из них 438 на иностранных языках). Объем 2-го тома, содержащего приложения – 252 страницы.

Благодарности. Выражаю сердечную благодарность своему научному консультанту д.б.н., доц. Е.Э. Мучник (ИЛАН РАН) за неоценимую помощь, внимание и всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Моя искренняя благодарность д.б.н., проф. Л.М. Кавеленовой (Самарский университет) за плодотворные дискуссии, подтолкнувшие автора к написанию настоящей работы. Глубокая благодарность к.б.н., доц. О.М. Храмченковой (ГГУ им. Ф. Скорины), которая предложила мне изучать лишайники в период моего обучения в университете, за ценные советы, своевременную помощь и поддержку. За совместную работу, многолетнее плодотворное сотрудничество и дружескую поддержку выражаю благодарность белорусским лихенологам, к.б.н., доц. В.В. Голубкову (Гродно) и к.б.н. П.Н. Белому (ЦБС НАН Б). Отдельно благодарю Dr. A. Thell и P.-E. Persson (Lund) за помощь в освоении методик молекулярно-генетических исследований, Dr. P. Lõhmus (Tartu) за освоение метода тонкослойной хроматографии, Prof. E. Farkas, Dr. L. Lõkös и R. Engel (Budapest) за освоение метода высокоэффективной жидкостной хроматографии, Dr. A. Suija (Tartu) за ознакомление с разнообразием лишайфильных грибов, Prof. M. Kukwa (Gdańsk) и Dr. J. Motiejūnaitė (Vilnius) за многократные консультации на протяжении выполнения всей работы, а также Dr. K. Knudsen (Prague) и Dr. J. Lendemer (New York) за длительную консультативную поддержку и ценную помощь на первых этапах написания этой работы.

За помощь и консультации при определении некоторых образцов лишайников и лишайфильных грибов благодарю д.б.н. М.П. Журбенко (БИН РАН), Prof. T. Ahti (Helsinki), Dr. U. Arup (Lund), Dr. W. von Brackel (Hemhofen), Prof. U. Braun (Halle), Dr. P. Czarnota (Rzeszów), Dr. P. Diederich (Luxembourg), Dr. J. Etayo (Pamplona), Dr. V. Heuchert (Halle), Dr. A. Kantelinen (Launis) (Helsinki), Dr. J. Pykälä (Helsinki), Dr. T. Randle (Tartu) и Dr. E. Timdal (Oslo). За обсуждение различных аспектов биологии лишайников, обмен литературой и материалами выражаю благодарность к.б.н. Е.Ю. Благовещенской (МГУ), к.б.н. Л.В. Гагариной

(БИН РАН), д.б.н., проф. С.Я. Кондратьюку (Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН У), к.б.н. Е.С. Корчикову (Самарский университет), к.г.н. Г.П. Урбанавичюсу (ИППЭС КНЦ РАН), к.б.н. Е.О. Юрченко (ПолесГУ), Dr. A. Beck (Munich), Dr. I. Brodo (Ottawa), Dr. P. Degtjarenko (Tartu), Prof. P.K. Divakar (Madrid), Dr. C. Hametner-Rieder (Salzburg), Prof. J.D. Lawrey (Fairfax), R. Moisejevs (Daugavpils), Dr. K. Molnár (Budapest), Prof. J. Rikkinen (Helsinki), Dr. P. Scholz (Schkeuditz), Prof. M.R.D. Seaward (Bradford), Prof. E. Stocker-Wörgötter (Salzburg), Prof. G. Thor (Uppsala) и Prof. S. Werth (Munich). За предоставленную возможность работы в гербариях благодарю к.с.-х.н, доц. В.Д. Поликсену и С.М. Дробышевскую (БГУ), к.б.н. О.С. Гапиенко (ИЭБ НАН Б), к.б.н. Л.В. Гагарину и к.б.н. С.В. Чеснокова (БИН РАН), к.б.н. Ю.В. Герасимову (Munich), к.б.н. Е.С. Корчикова (Самарский университет). Выражаю благодарность всем сотрудникам кафедры ботаники и физиологии растений Гомельского государственного университета имени Франциска Скорины, а также декану биологического факультета д.б.н., проф. В.С. Аверину за благожелательное отношение и содействие в работе.

В диссертацию вошли результаты исследований, выполненные соискателем в 2010–2021 гг. в соответствии с планом научно-исследовательских работ учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины» в рамках заданий «Закономерности формирования ресурсного и экологического потенциала Белорусского Полесья в современных условиях и методы их рационального использования» (№ ГР 20111648), «Альгодиагностика деградированных почв Гомельского Полесья» (№ ГР 20111550), «Разработка регламента фиторемедиации загрязненных участков территории ОАО «Гомельский химзавод» и оценка его эффективности» (№ ГР 20121555), «Состояние, эколого-экономический потенциал и меры по сохранению уязвимых типов экосистем Восточного Полесья в условиях глобального изменения климата» (№ ГР 20140338), «Альгоиндикация и альгоремедиация земель, исключенных из сельскохозяйственного пользования» (№ ГР 20140339), «Разработка методов биомониторинга содержания неорганических поллютантов в зоне планирования срочных защитных мероприятий территории воздействия Белорусской АЭС на основе лишеноиндикации».

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Глава 1. Эколого-географическая характеристика района исследований

Республика Беларусь расположена в центре Европейского субконтинента. Площадь территории составляет 207.6 км², протяженность с севера на юг – 560 км, с запада на восток – 650 км. На севере и востоке Беларусь граничит с Россией, на северо-западе – с Литвой и Латвией, на западе – с Польшей, на юге – с Украиной.

Территория лежит в пределах древней Восточно-Европейской (Русской) платформы. Средняя абсолютная высота на территории Беларуси составляет 159 м. Высшей точкой страны является гора Дзержинская (абсолютная высота 345 м).

С северо-востока на юго-запад страны проходит водораздел бассейнов Черного (57% речного стока) и Балтийского (43%) морей, разделяющий

территорию Беларуси на две почти равные части. Речная система на территории Беларуси довольно развита и представлена примерно 21 тыс. рек общей протяженностью более 90 тыс. км при средней густоте 440 м/км². В Беларуси находится более 10 тыс. озер общей площадью около 2 тыс. км² (Каропа, 2010).

Климат переходный от морского к континентальному, среднегодовые температуры воздуха положительные. С 1989 г. в Беларуси начался самый продолжительный период потепления за все время инструментальных наблюдений за температурой воздуха (около 130 лет), среднегодовая температура воздуха на 1.2 °С превысила климатическую норму, принятую Всемирной метеорологической организацией. При этом количество осадков изменилось незначительно (Подгорная и др., 2015; Ключенович и др., 2015; Мельник и др., 2017).

На территории страны преобладают зональные почвы, в основном дерново-подзолистые и дерново-подзолистые заболоченные. Существенную долю занимают торфяно-болотные низинные, а также дерновые заболоченные почвы, доминирующие в ряде районов юга страны (Клебанович, 2015).

Беларусь находится в зоне сопряженности двух крупных ботанико-географических областей – Евразийской хвойнолесной (таежной) и Европейской широколиственно-лесной, вследствие чего формируется сложная структура растительного покрова, обусловленная взаимопроникновением бореальной и неморальной флор (Гельтман, 1982; Зеленкевич, 2016). Ведущую роль в растительном покрове занимают леса (лесистость 39.9%) (Лесной..., 2021). Доминируют хвойные леса с преобладанием формации сосновых лесов (54.8%). Еловые леса по занимаемой площади находятся на третьем месте, уступая березовым (Государственный..., 2020; Михалевич и др., 2020). В целом леса Беларуси оцениваются как многопородные: в них естественно произрастает 28 видов деревьев и около 60 кустарниковых, 15 полукустарниковых и 8 кустарничковых видов (Национальная..., 2020). Луга занимают второе место в структуре растительности, покрывая 14.6% площади Беларуси, еще 7.1% территории покрыты болотами. Из общей площади болот 76.9% составляют низинные, 18.3% – верховые и 4.8% – переходные (Зеленкевич и др., 2016).

Таким образом, растительный покров Беларуси имеет ярко выраженную зональность. Все упомянутые географические, климатические и эколого-ценотические факторы оказывают существенное влияние на состав и структуру лишенобиоты Беларуси.

Глава 2. Лишайники Беларуси: основные итоги изучения и перспективы хозяйственного использования

2.1 История изучения лишенобиоты Беларуси

Несмотря на то, что история изучения лишайников территории современной Беларуси насчитывает 240 лет, эти организмы до настоящего времени являются одним из наименее изученных компонентов биоты. Историю изучения лишенобиоты Беларуси можно разделить на 4 этапа (рис. 1).

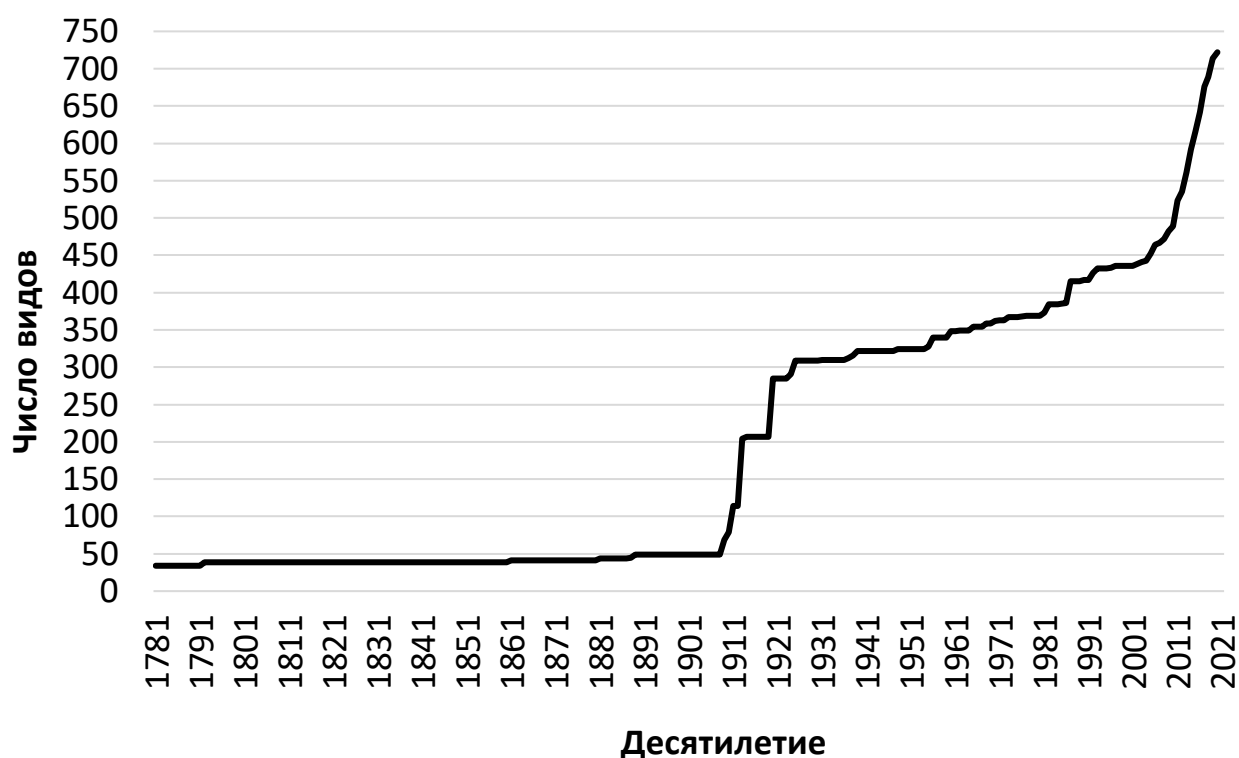


Рисунок 1. Рост числа видов лишайников и лихенофильных грибов Беларуси, упомянутых в публикациях за весь период изучения лишенобиоты

Первый (начальный) этап изучения охватывает период с конца XVIII до начала XX века. Лишайники не являлись объектом специального изучения и приводились среди общего списка растений, мхов, грибов и водорослей, обнаруженных при флористических обследованиях территорий (Gilibert, 1781, 1792; Jundzill, 1830; Downar, 1861, 1862; Filipowicz, 1881; Włoński, 1888, 1889; Мейер, 1901). Всего в течение XVIII и XIX веков для территории Беларуси были приведены 49 видов лишайников.

С начала 1900-х гг. начинается **второй (классический) этап** изучения лишенобиоты Беларуси (1900–1925). Начинается целенаправленное изучение лишайников Беларуси как основного объекта исследований (Савич, 1909, 1910, 1911, 1924, 1925; Крейер, 1913, 1914; Любичкая, 1914; Bachmann, Bachmann, 1920; Tessendorf, 1922; Окснер, 1924, 1925; Высоцкий и др., 1925). В результате впервые для Беларуси было указано 257 видов лишайников и 3 вида лихенофильных грибов, что увеличило известное общее разнообразие лишенобиоты до 309 видов.

В течение продолжительного **третьего (диверсификационного) этапа** (1926–2005) приведены лишь 143 новых вида лишайников для территории Беларуси, однако в этот период осваиваются новые направления лишенологических исследований: экология лишайников, изучение их природоохранного статуса, аккумулятивных свойств; появляются первые работы, посвященные лишеноиндикации и лишеномониторингу (Цеттерман, 1948; Семенова, 1953; Горбач, 1955, 1956, 1957, 1970 и др.; Гесь, 1960, 1961; Бойка и др., 1981; Киселев и др., 1983, 1986; Кобзарь, 1983, 1985, 1995, 1997 и др.; Голубков 1985, 1986, 1987, 1991, 1996, 1997, 1998 и др.; Чубанов и др., 1989; Бусько и др.,

1995; Кравчук, 2001 и мн. др.). Издаются монографии – определители лишайников (Томин, 1936, 1937, 1939, 1956; Горбач, 1965в, 1973а).

С середины 2000-х начинается **четвертый (современный) этап** изучения лишайнобиоты Беларуси, характеризующийся внедрением современных методик изучения лишайников, интеграцией белорусских исследований в общемировые тренды путем тесного сотрудничества и объединения усилий исследователей Беларуси с учеными различных стран (Цуриков, Кондратюк, 2011; Tsurukau et al., 2013, 2016а, 2019; Яцына, Кондратюк, 2013; Tsurukau, Czarnota, 2014; Tsurukau, Etao, 2017; Suija et al., 2018; Launis et al., 2019). Объектом отдельного изучения становятся лишайофильные грибы (Голубков, 2011а; Tsurukau, 2017с). Изучение экологии лишайников вышло на новый качественный уровень (Белый, 2013б; Яцына, 2014в). Продолжаются исследования лишайнобиоты урбанизированных экосистем (Цуриков, 2009; Белый, 2013б). Новым направлением исследований является изучение лишайников как источников биологически активных веществ (Канделинская и др., 2011; Тапальский и др., 2017; Храмченкова, 2017, 2018). В результате за последние 15 лет для территории Беларуси было приведено 270 новых видов лишайников и лишайофильных грибов, т.е. почти вдвое больше, чем за весь третий период, длившийся 80 лет.

2.2 Особенности распределения эпифитных лишайников

Раскрытие закономерностей во взаимодействии элементов лесного сообщества крайне важно для эффективной эксплуатации естественных лесных богатств. В настоящее время существенно расширены сведения о лишайнобиоте сосновых и еловых лесов (Белый, 2011а; Яцына, 2013а), однако они не являются исчерпывающими и требуют дальнейшего пополнения. Для других типов древесных насаждений Беларуси данные о встречаемости и распространении лишайников практически отсутствуют.

Известны субстратные предпочтения наиболее распространенных видов эпифитных лишайников. На стволе и ветвях сосен и елей во всех климатических зонах доминирует *Hypogymnia physodes*. В северных бореальных лесах высокая частота встречаемости также характерна для некоторых других листоватых и кустистых видов (Kuusinen, 1996; Степанова, 2004; Фролов, 2009), однако, в Беларуси они не достигают значимого распространения и развития.

Проективное покрытие *H. physodes* на разных деревьях в пределах одного лесхоза может колебаться в пределах 0–100% площади ствола. Количественные характеристики, определяющие максимальную высоту произрастания слоевищ *H. physodes* на стволе дерева, точно не определены. Имеются данные, что значение высоты произрастания слоевищ связано со структурой коры дерева (Peciar, 1965; Корчиков, 2011).

2.3 Эпифитные лишайники как источник биологически активных веществ

Известно, что вторичные лишайниковые метаболиты проявляют антибиотическую, противовирусную, фунгицидную, инсектицидную, противоопухолевую, антимуtagenную и цитотоксическую активность (Ranković, 2015), что позволяет рассматривать лишайники в качестве организмов,

обладающих значительным биотехнологическим и фармакологическим потенциалом.

Согласно (Ranković et al., 2008, 2010; Gómez-Serranillos et al., 2014), экстракты лишайников семейства Parmeliaceae обладают наиболее выраженным противомикробным эффектом по сравнению с таковыми представителей других семейств. В Беларуси одним из наиболее распространенных представителей указанного семейства является *Hypogymnia physodes*. По данным (Molnar, Farkas, 2011) в талломах *H. physodes* содержатся: атранорин, хлоратранорин, физодовая, физодаловая, 3-гидроксифизиодовая, 2'-О-метилфизиодовая и протоцетраровая кислоты. Активность вторичных метаболитов, выделенных из *Hypogymnia*, против ряда микроорганизмов показана в работах (Yilmaz et al., 2005; Ranković et al., 2008, 2009; Solhaug et al., 2009 и др.), их антиоксидантные свойства раскрываются в работах (Stojanović et al., 2010; Kosanić et al., 2011 и др.), присутствие генотоксической активности и цитотоксических эффектов сообщается в работах (Stojanović et al., 2013; Ari et al., 2014). Таким образом, биологически активные вещества, содержащиеся в самом массовом виде эпифитных лишайников, произрастающем более чем в половине всех лесов Беларуси, имеют определенное хозяйственное значение.

Глава 3. Материалы и методы исследований

Изучение видового разнообразия лишайников и лишенофильных грибов проводили в пределах Республики Беларусь в 2004–2020 гг. Кроме полевых сборов, ревизии подвергли образцы определенных таксономических групп лишайников, собранные различными исследователями на всей территории Беларуси в период 1905–2017 и хранящиеся в гербариях GSU, GRSU, MSK, MSKU, MSKH, LE, SMR, LD, UGDA. Всего исследованиями охвачено 80 из 118 районов Республики Беларусь.

Морфологические и анатомические особенности образцов лишайников изучали с использованием микроскопов Nikon SMZ 745 и Nikon Eclipse 80i. В некоторых случаях для изучения анатомических структур апотециев и слоевища выполняли срезы таллома с использованием ротационного микротомы Thermo Fisher Finesse E. Использовали авторскую модификацию методики изготовления анатомических срезов, разработанную на основании литературных данных (Фурст, 1979) и путем эмпирического подбора (Храмченкова, Цуриков, 2015в).

Качественный состав вторичных метаболитов более 4000 образцов изучали методом тонкослойной хроматографии в элюентах А, С и G (Orange et al., 2001).

Количественный состав вторичных метаболитов *Hypogymnia physodes* изучали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на хроматографе Waters HPLC e2695, оборудованном детектором с фотодиодной матрицей Waters 2998 PDA Detector на колонке Phenomenex Luna 4.6 × 150 мм, 5 мкм. Калибровочный раствор готовили с использованием стандартов атранорина и хлоратранорина (Sigma-Aldrich) концентрацией 1,000 мкг/мл ацетона.

ДНК выделяли из плодовых тел и/или слоевищ грибов и лишайников с использованием набора High pure PCR Template Preparation Kit или использовали

метод прямой ПЦР (Arup, 2006). Амплификацию фрагмента ITS проводили с использованием праймеров ITS5, ITS0F, ITS1F, LA-W или ITS4 (Gardes, Bruns, 1993; Tedersoo et al., 2008; White et al., 1990). Амплификацию фрагмента LSU проводили с использованием праймеров LR0R и LR7 (Hopple, Vilgalys, 1994). Секвенирование цепей ДНК проводили в корпорациях MacroGen Inc. (Amsterdam) и Eurofins Genomics (Ebersberg). Для проверки, сравнительного изучения и ручной корректировки фрагментов использовали программы MEGA X и Sequencher. Реконструкцию филогении осуществляли методами максимальной экономии (MP), максимального правдоподобия (ML) и марковских цепей Монте-Карло (MCMC).

Для составления аннотированного списка лишенобиоты Беларуси проанализировано содержание 409 источников, опубликованных за 240-летнюю историю лишенологических исследований (1781–2020), с учетом первых указаний на произрастания видов. Значения экологических индикаторов сухости (аридности) и освещенности (инсоляции) местообитаний оценивали по 5-балльным шкалам, отображающим экологический диапазон вида с учетом различных факторов согласно данным (Wirth 2001, 2010; Nimis, Martellos, 2001, 2017).

Видовой состав лишайников Беларуси, Литвы, Латвии и Центрального Нечерноземья России, а также разных видов форофитов сравнивали кластерным анализом с использованием качественного коэффициента сходства Серенсена (C_s) методом группировки среднего (UPGMA). Для этого использовали программу «R» версии 3.2.2, а также надстройку ExStatR для Microsoft Excel 365 (Новаковский, Сабитов, 2017).

Для выявления достоверности морфологических признаков при разграничении разных видов лишайников таблицы сопряженности анализировали с использованием критерия согласия Пирсона в программном модуле SPSS Statistics.

Оценку запаса хозяйственно-ценных видов лишайников проводили на территории ГЛХУ «Гомельский лесхоз», ГОЛХУ «Буда-Кошелевский опытный лесхоз» и ГЛХУ «Кореневская экспериментальная лесная база ИЛ НАН Беларуси». Всего заложено 170 пробных площадей, обследовано 1690 деревьев. Для исследования выбирали чистые и смешанные древостои с участием сосны в составе пород не менее 85%, площадь выдела – не менее 1.5 га.

Проективное покрытие лишайника определяли на основании фотоснимков каждого обследованного дерева с использованием программного продукта CheckMoss v.1.0.

Глава 4. Анализ лишенобиоты Беларуси

4.1 Таксономический анализ лишенобиоты

Лишенобиота Беларуси насчитывает 722 вида, 3 подвида, 1 разновидность и 1 форму лишайников и лишенофильных грибов. Перечень таксонов приводится в алфавитном порядке в приложении диссертации. После латинского названия вида приведен список его синонимов, перечень административных областей Беларуси, в которых он был отмечен, ссылки на соответствующие публикации, перечень

субстратов, на которых вид был найден, географический элемент и тип ареала. Для видов с мультирегиональным ареалом приведено распределение по планетарным фитохориям. Для лишайников указаны класс и группа жизненных форм.

Два вида описаны как новые для науки: *Capronia suijsae* Tsurukau & Etayo и *Endophragmiella stordeuriana* U. Braun, Zhurb., Diederich, Tsurukau & Neuchert, 78 видов впервые приводится для территории Беларуси. 99 видов лишайников и лихенофильных грибов исключены из списка лихенобиоты Беларуси на основании переопределения гербарных образцов или как сомнительные находки.

На основании молекулярно-генетических и морфолого-анатомических данных для вида *Pezizella ucrainica* предложена новая номенклатурная комбинация:

Hyphodiscus ucrainicus (S.Y. Kondr.) Suija, Tsurukau & Diederich, **comb. nov.**

Basionym: *Pezizella ucrainica* S.Y. Kondr., Bibliotheca Lichenologica 58: 242 (1995). ≡ *Calycina ucrainica* (S.Y. Kondr.) S.Y. Kondr., Flora Lishajnikiv Ukraïni (Kiev) 2(3): 445 (2010).

Молекулярно-генетический анализ показал несостоятельность выделения *Xanthoria polessica* и *X. coomae* в качестве самостоятельных видов и обе таксономические комбинации предложено рассматривать в качестве синонимов *X. parietina*, а морфологические особенности, предложенные в качестве основания для выделения новых таксонов, признать морфотипами этого вида.

Xanthoria parietina (L.) Th. Fr., Lich. Arct.: 69 (1860).

= *Xanthoria polessica* S.Y. Kondr. & A.P. Yatsyna, *Acta Bot. Hung.* 55 (3–4): 355 (2013), **syn. nov.**

= *Xanthoria coomae* S.Y. Kondr. & Kärnefelt, *Bibl. Lichenol.* 96: 157–174 (2007), **syn. nov.**

Для оценки влияния произошедших в систематике за последние 2 десятилетия изменений на систематическую структуру лихенобиоты Беларуси результаты анализа таксонов отдела Ascomycota (как наиболее представленного в лихенобиоте), проведенного с использованием последней системы грибов и грибоподобных организмов (Wijayawardene et al., 2020) сопоставили с данными систем 1998, 2007 и 2017 гг. (Eriksson, 1999; Lumbsch, Nuhndorf, 2007; Wijayawardene et al., 2018) с учетом изменений в понимании многих таксонов различного уровня.

Из-за изменений в систематике грибов в анализируемой лихенобиоте за период 1998–2020 гг. количество классов увеличилось на 50%, родов – на 31%, семейств – на 24%. Существеннее всего изменение систематической структуры отразилось на количестве порядков – их число возросло в 2.7 раза. Сопоставление списков видов лишайников и лихенофильных грибов, известных по состоянию на 2007 г. (471 вид) и на 2017 г. (673 вида), выявило, что изменение некоторых характеристик таксономической структуры лихенобиоты вследствие 10 лет исследований, приведших к 42%-му приросту ее видового разнообразия (рис. 1), нивелируется использованием классификационной системы 13-летней давности. В связи с этим для выявления тенденций пространственной динамики таксономической структуры лихенобиоты Беларуси и сопредельных территорий полные списки видов лишайников и лихенофильных грибов анализируемых

регионов приведены согласно единой классификационной системы (Wijayawardene et al., 2020), актуальной на момент подготовки настоящей работы.

Для выявления особенностей лишайнобиоты Беларуси проведено ее сравнение с лишайнобиотами Литвы, Латвии и Центрального Нечерноземья России (ЦНР), поскольку данные территории характеризуются географической близостью и более или менее сопоставимы по площади, степени изученности лишайнобиот, экологическому разнообразию условий и уровню антропогенной трансформации естественных фитоценозов. Сравнение показало, что лишайнобиоты этих территорий относительно схожи и обладают уровнем сходства, соответствующем значениям индекса Серенсена 0.66–0.74 (рис. 2).

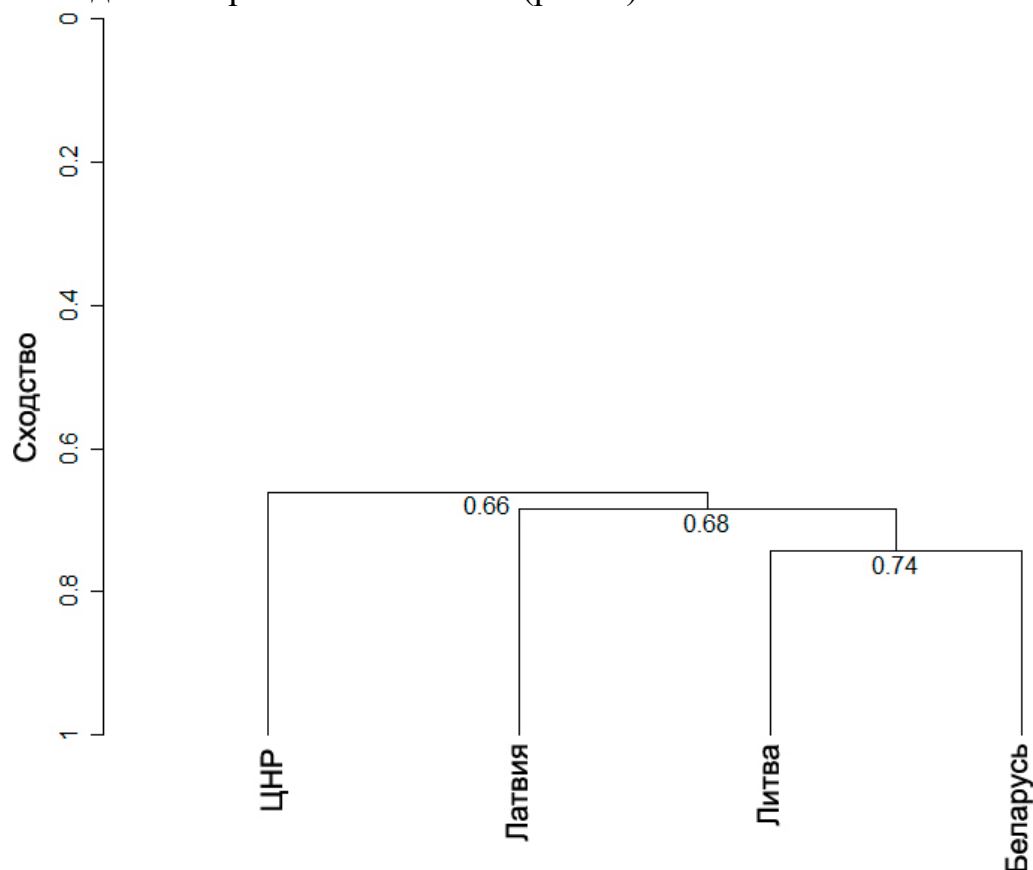


Рисунок 2. Оценка сходства видового состава лишайников и лишайнофильных грибов Беларуси, Литвы, Латвии и ЦНР с использованием качественного коэффициента сходства Серенсена

Наибольшим сходством ($C_s = 0.74$) обладают лишайнобиоты Беларуси и Литвы. Это объясняется, вероятно, как близким по широте положением двух стран, так и более схожей структурой лесного фонда Беларуси и Литвы по породному ($r = 0.92$) и возрастному составу ($r = 0.76$) (Матвейко, 2015; Тебера и др., 2015). Лесной фонд Латвии характеризуется значительно меньшей долей сосновых насаждений при увеличении участия березы, серой ольхи и осины (Centrālās..., 2020). Кроме различий в структуре лесообразующих пород, определенное влияние на индекс сходства лишайнобиоты трех стран, по-видимому, оказывает существенное отличие длины береговой линии Литвы и Латвии, а также наличие на территории Латвии

выходов девонских песчаников, характеризующихся уникальным видовым составом лишайников.

Наименьший уровень сходства демонстрирует лишайнобиота ЦНР ($C_s = 0.66$), что вероятно вызвано зонально-климатическими и геологическими особенностями.

Основные пропорции таксономической структуры лишайнобиот сравниваемых территорий сопоставимы (табл. 1).

Таблица 1. Пропорции лишайнобиоты Беларуси и сравниваемых с ней регионов

Показатель	Беларусь	Литва	Латвия	ЦНР
Число отделов	2	2	2	2
Число классов	11	12	11	12
Число порядков	44	52	45	45
Число семейств	88	104	96	95
Число родов	237	256	234	252
Число видов	722	745	682	862
Среднее число видов в классе	64.2	62.1	62.0	71.8
Среднее число видов в порядке	16.0	13.9	14.8	18.8
Среднее число родов в семействе	2.3	2.2	2.2	2.5
Среднее число видов в семействе	7.9	6.8	6.9	9.0
Среднее число видов в роде	3.0	2.9	2.9	3.4

Класс *Lecanogomycetes*, представленный 529 видами (75%), является ведущим классом лишайнобиоты республики. Спектр классов лишайнобиоты Беларуси практически идентичен таковому ЦНР.

Наиболее высоким числом видов отличается порядок *Lecanorales*, включающий 12 семейств, 65 родов и 283 вида (40%). Сравнение спектров ведущих порядков лишайнобиот сравниваемых территорий (табл. 2) показывает промежуточное, «эктонное» положение лишайнобиоты Беларуси, ее связующую роль между лишайнобиотами Литвы и Латвии, включающих территории, располагающиеся западнее границы оптимума распространения субокеанических видов, и лишайнобиотой ЦНР, включающей преимущественно субконтинентальные и континентальные виды лишайников. В частности, наибольшее тяготение к субокеаническим условиям проявляют порядок *Peltigerales*, чуть в меньшей степени *Arthoniales* и *Coniocybales*, имеющие самый высокий ранг в лишайнобиоте Латвии, территория которой отличается наибольшей протяженностью береговой линии, и снижающие свой ранг по мере увеличения континентальности климата сравниваемых территорий. Согласно (Ahti et al., 1999, 2007; Frisch et al., 2015) многие виды этих порядков предпочитают океанические и субокеанические условия. Наоборот, с нарастанием континентальности условий произрастания повышается ранг порядка *Teloschistales*. Приуроченность к ксерическим условиям прослеживается для многих видов этого порядка (Определитель..., 2004; Arup et al., 2013) и отмечалась ранее на примере лишайнобиоты Монголии (Голубкова, 1983).

Таблица 2. Спектр ведущих порядков лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий

Порядок	Беларусь			Литва			Латвия			ЦНР		
	Ранг	Число видов	% от общего числа видов	Ранг	Число видов	% от общего числа видов	Ранг	Число видов	% от общего числа видов	Ранг	Число видов	% от общего числа видов
Lecanorales	1	283	40.1	1	287	38.5	1	261	38.3	1	336	39.8
Caliciales	2	56	7.9	2	46	6.2	3	50	7.3	2	66	7.8
Peltigerales	3	41	5.8	3	38	5.1	2	51	7.5	5	45	5.3
Arthoniales	4	37	5.2	5	32	4.3	4	35	5.1	6	38	4.5
Pertusariales	5-6	30	4.2	6	25	3.4	7	27	4.0	7	28	3.3
Teloschistales	5-6	30	4.2	7	22	3.0	6	29	4.3	4	48	5.7
Verrucariales	7	25	3.5	4	37	5.0	5	33	4.8	3	51	6.0
Coniocybales	8	20	2.8	8	20	2.7	8	18	2.6	11	20	2.4
Baeomycetales	9	18	2.5	9	19	2.6	9	16	2.3	8-9	24	2.8
Нурокреалес	–	–	–	10-11	15	2.0	–	–	–	–	–	–
Лесидеалес	–	–	–	10-11	15	2.0	–	–	–	8-9	24	2.8
Мусокалицеалес	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10	22	2.6
Итого	–	541	76.2	–	556	74.8	–	520	76.2	–	702	83.0

Особенности спектра первых 10 семейств лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территории проследить можно, но более сложно, чем спектра порядков. Заметим, что основы сравнительной флористики в лишенологии закладывались во времена, когда количество таксонов высшего ранга было относительно невелико – например, число семейств лишенобиоты Монголии составляло 39, среднее число видов в семействе – 19.2 (Poelt, 1973; Голубкова, 1983). Такие показатели, по-видимому, являлись оптимальными и потому именно состав ведущих семейств был выбран для выявления особенностей систематической структуры лишенобиоты (Голубкова, 1983). При рассмотрении пропорций лишенобиоты Беларуси и сравниваемых с ней регионов схожими показателями обладают порядки, и вероятно именно они должны быть выбраны в настоящее время для выявления особенностей региональной лишенобиоты и определения ее положения в ряду близких биот.

4.2 Географический анализ лишенобиоты

В лишенобиоте Республики Беларусь выделено 7 географических элементов (рис. 3).

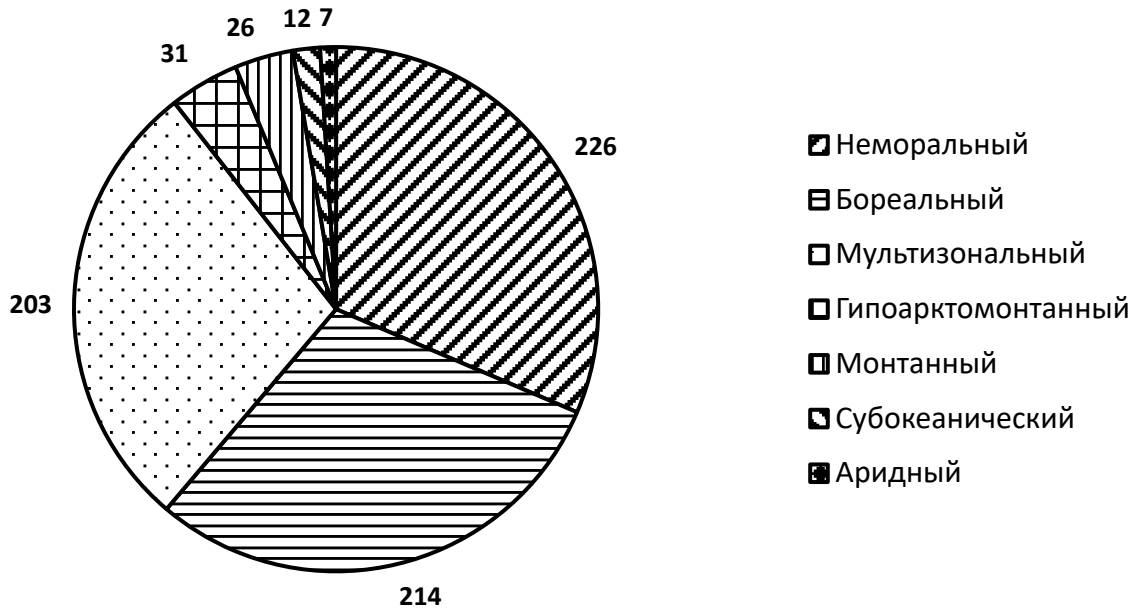


Рисунок 3. Географическая структура лишенобиоты Беларуси

Изучение динамики представленности бореального и неморального географических элементов в лишенобиоте Беларуси за последние 50 лет (рис. 4) выявило, что увеличение доли видов лишайников неморального географического элемента произошло в течение второй декады XXI века (2011–2020 гг.).

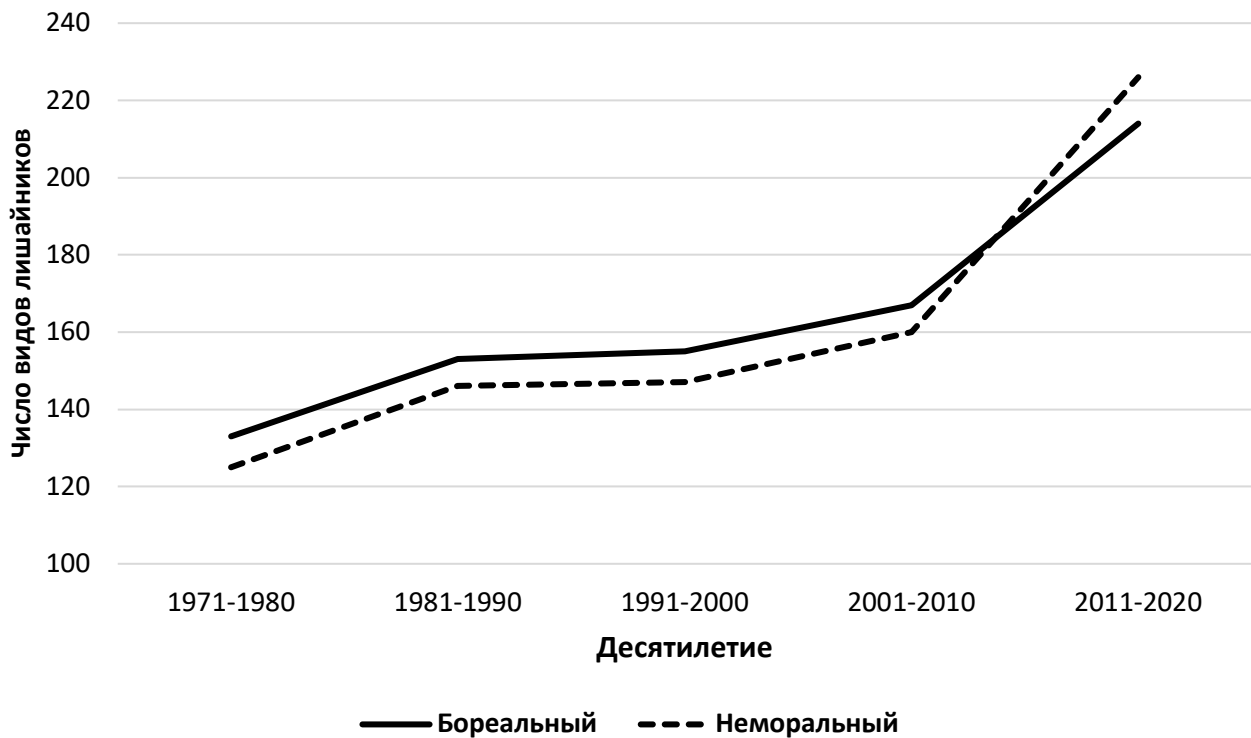


Рисунок 4. Динамика представленности бореального и неморального географических элементов в лишенобиоте Беларуси за последние 50 лет

Известно, что для лишайников, как пойкилогидрических организмов, характерна тесная связь между их экофизиологией и температурой окружающей среды. С конца 1980-х гг. на территории Республики Беларусь начался период потепления, не имеющий себе равных по продолжительности и интенсивности за весь период метеонаблюдений. В результате средняя годовая температура воздуха повысилась на 1.2 °С, продолжительность периода со снежным покровом сократилась в среднем на 10–11 дней, увеличились продолжительность (10–12 дней) и теплообеспеченность (150–200 °С) вегетационного периода (Подгорная и др., 2015).

Полученные в последние годы данные о достаточно быстрой миграции многих видов лишайников вдоль зонального градиента позволяют несколько иначе взглянуть на некоторые положения, служившие основой при разработке теорий распространения лишайников в первой половине XX в. (Голубкова, 1983) и открывает новые перспективы для биогеографической оценки региональных лишайнобиот. По-видимому, современное сочетание видов лишайников в пределах определенной территории является следствием не только исторических связей, но и отражает спектр климатических условий последних десятилетий, т. е. может быть весьма динамичным.

Согласно прогнозным оценкам, к концу XXI в. на территории Беларуси ожидается дальнейший рост среднегодовой температуры на 1.0–2.9 °С (Бертош и др., 2014), что в целом соответствует основным трендам климатических изменений в Европе (Gobiet et al., 2014). Вероятно, потепление климата окажет существенное влияние на лишайнобиоту Беларуси, способствуя дальнейшей ее неморализации.

Несмотря на незначительное участие аридных видов в структуре лишайносообществ республики, эти лишайники, обладая выраженными зональными признаками распространения, могут служить индикаторными (сигнальными) видами в условиях изменяющегося климата. Следует отметить, что более половины аридных видов лишайников были приведены для территории Беларуси после 2000 г. На тот же период приходится 47% находок аридных лишайников за весь период изучения лишайнобиоты Беларуси. Увеличение разнообразия и встречаемости аридных видов лишайников соответствует общей динамике ксерофитизации флоры и фауны Беларуси (Сцепановіч, 1997; Пугачевский и др., 2011; Хомич и др., 2018) и соответствуют тенденциям аридизации климата Беларуси.

Выявлено сокращение числа видов гипоарктомонтанного и монтанного географических элементов, являющихся уязвимыми лишайниками в спектре климатических условий последних десятилетий. Сохранение этих лишайников может потребовать применения природоохранных мер.

Ареалогический анализ лишайнобиоты Беларуси показывает, что доля видов с наиболее широкими ареалами (мультирегиональным и гларктическим) составляет 87%, в то время как более ограниченные (не циркумполярные) ареалы (европейский, европейско-североафриканский, еврамериканский, евразийский и палеарктический) характерны лишь 90 (13%) видам лишайников и лишайнофильных грибов.

Большинство видов лишенобиоты Беларуси (303, или 42%) известны только в пределах Голарктической фитохории. Широко представлены также лишайники и лишенофильные грибы с «гемикосмополитным континентальным» распространением, охватывающим Голарктическую, Пантропическую и Австралийско-Субантарктическую фитохории (150 видов, или 21%), биполярные виды, произрастающие в Голарктической и Австралийско-Субантарктической фитохориях (96, или 13%), а также «истинно космополитные» виды, известные во всех четырех фитохориях Земли (83, или 12%). Из числа видов, отмеченных за пределами Голарктики, 47% (336 видов) известны из Австралийско-Субантарктической фитохории, 43% (306 видов) – из Пантропической и 17% (120 видов) – из Океанической. Схожее соотношение присутствия видов в планетарных фитохориях было ранее отмечено для лишенофильной микобиоты Российской Арктики (Журбенко, 2013).

Сопоставление современных и исторических данных об ареалах 364 лишайников, приведенных в (Макаревич и др., 1982) выявило, что за прошедшие 40 лет изменились наши знания о распространении половины проанализированных видов (182, или 50%). При этом расширение ареала (порой весьма существенное) выявлено для 147 (40%) лишайников. Таким образом, ареалогическая структура рассмотренного комплекса видов стала выглядеть беднее – существенно возросла доля мультирегиональных лишайников, а доля видов с европейским, евразийским и евразийским типами ареалов сократилась в 6 раз.

Традиционно ареалогический анализ использовался для реконструкции истории формирования лишенобиоты региона, установления механизмов и закономерностей ее становления. Результаты проведенного исследования указывают на преждевременность подобных вычислений. По-видимому, неполнота наших знаний не позволяет выявить реальное распространение многих видов лишайников и лишенофильных грибов, и поэтому их включение в условные группы с названиями «европейский», «евразийский» и т.д. является не совсем оправданным. Очевидно, что используемая в настоящее время система биогеографического анализа лишайников, базирующаяся на идеях XIX века, нуждается в реформе. Формализация известных на сегодня знаний об ареале вида в виде буквенно-цифровых символов (Litterski, Otte, 2002; Бязров, 2013) без включения последнего в какую-либо группу является одним из предпринятых шагов в направлении решения сложившейся проблемы.

4.3 Жизненные формы лишайников и биоморфологический анализ лишенобиоты

В настоящее время не существует общепринятой системы классификации жизненных форм лишайников. Наиболее широко используются две: принятая за рубежом неиерархическая система, основанная на морфолого-анатомическом подходе и иерархическая система жизненных форм Н.С. Голубковой (Голубкова, 1983), в основу которой был положен эволюционно-экобиоморфологический принцип. Преимуществом последней является отражение эволюционных отношений разных жизненных форм лишайников, однако разработанная для

анализа лишенобиоты Монголии система Н.С. Голубковой не охватывает все многообразие жизненных форм лишайников других природных территорий. Для максимального охвата существующих жизненных форм лишайников, характерных для лесных сообществ, вышеназванные системы нами были интегрированы и дополнены. Принятые для лишенобиоты Беларуси ранги жизненных форм представлены в таблице 3.

Н.С. Голубкова разделила класс накипных эпигенных лишайников на три группы – однообразно-накипных, диморфных и чешуйчатых жизненных форм – выделив в каждой от трех до пяти подгрупп. Однако, при детальном изучении неиерархической системы биоморф (Гимельбрант, Кузнецова, 2014) можно проследить плавную градацию анатомо-морфологических признаков в ряду накипных лишайников от однообразно-накипных до чешуйчатых через ряд промежуточных форм, отражающих постепенную смену их экологических адаптаций к высокому уровню инсоляции и аридности местообитаний (рис. 5). В представленной системе жизненных форм эти промежуточные формы представлены в виде групп. Таким образом, низшая таксономическая единица во всех классах системы имеет одинаковый ранг (подгруппы, характерные лишь для некоторых классов системы Н.С. Голубковой, не выделяются).

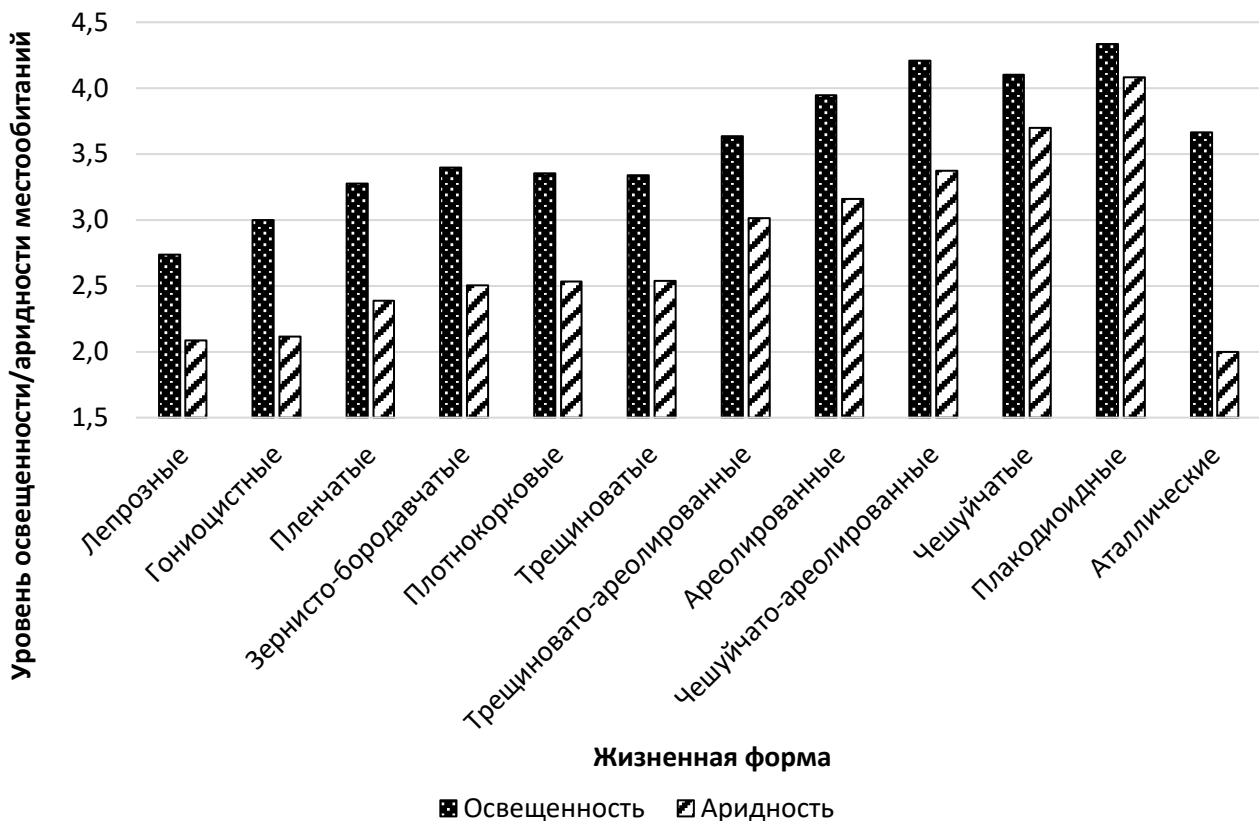


Рисунок 5. Приуроченность накипных жизненных форм лишайников к местообитаниям различного уровня освещенности и аридности

Н.С. Голубкова выделила 3 класса плагиотропных лишайников – накипные, умбиликатные и листоватые (листовые) (Golubkova, 1983). В представленной системе класс умбиликатных не выделяется, «умбиликатно-листоватые» виды рассматриваются в ранге группы умбиликатных класса листоватых.

Таблица 3. Состав жизненных форм лишайников Беларуси

Отдел	Тип	Класс	Группа	
Эндогенные 27 (4.3%)	Плагитропные 27 (4.3%)	Накипные 27 (4.3%)	Эндосубстратные 27 (4.3%)	
Эпигенные 603 (95.7%)	Плагитропные 501 (79.5%)	Накипные 380 (60.4%)	Аталлические 4 (0.6%)	
			Лепрозные 21 (3.3%)	
			Гониоцистные 19 (3.0%)	
			Пленчатые 12 (1.9%)	
			Зернисто-бородавчатые 116 (18.4%)	
			Плотнокорковые 85 (13.5%)	
			Трещиноватые 32 (5.1%)	
			Трещиновато-ареолированные 37 (5.9%)	
			Ареолированные 24 (3.8%)	
			Чешуйчато-ареолированные 16 (2.6)	
			Чешуйчатые 8 (1.3%)	
			Плакодиоидные 6 (1.0%)	
			Листоватые 121 (19.1%)	Умбиликатные 2 (0.3%)
				Широколопастные 34 (5.4%)
		Среднешироколопастные 26 (4.1%)		
		Узколопастные 38 (6.0%)		
		Вздутолопастные 5 (0.8%)		
		Студенистые 16 (2.5%)		
		Плагиио-ортотропные 62 (9.8%)	Бородавчато- и чешуйчато-кустистые 62 (9.8%)	Шиловидные 10 (1.6%)
				Палочковидные 9 (1.4%)
Сцифовидные 28 (4.4%)				
Кустисто-разветвленные 15 (2.4%)				
Ортотропные 40 (6.4%)	Листоватые 6 (0.9%)		Субфрутикозные 2 (0.3%)	
			Повисающие 2 (0.3%)	
	Кустистые 34 (5.5%)		Прямостоячие 2 (0.3%)	
			Филаментозные 1 (0.2%)	
		Повисающие 15 (2.4%)		
		Прямостоячие 17 (2.7%)		
		Распростертые 1 (0.2%)		

Класс листоватых биоморф изначально был разделен на 3 группы: широколопастных ризоидальных, рассеченнолопастных ризоидальных и вздутолопастных неризоидальных жизненных форм (Голубкова, 1983). Такой подход не позволяет отразить все разнообразие морфологической структуры листоватых слоевищ и более четко обозначить экологические адаптации видов. Одной из проблем является неопределенность понятий «широколопастные» и «узколопастные», или «мелколопастные». В связи с вышеперечисленным, для наиболее полного охвата всех типов листоватых лишайников лесной зоны (на примере Беларуси) предлагается введение следующих групп: умбиликатные, широколопастные (лопасти шириной 10 мм и более), среднешироколопастные (лопасти около 4–5 мм, реже шире, но не превышают 10 мм), узколопастные (лопасти 1–2 мм, реже шире, но не превышают 3 мм), вздутолопастные и студенистые. В ряду широколопастные → среднешироколопастные → узколопастные прослеживается плавное изменение экологической приуроченности видов (рис. 6). Данная тенденция подтверждает закономерности, установленные ранее для субарктических тундр (Пристяжнюк, 1996б). Выделение студенистых (слизистых, желатинозных) биоморф является традиционным в лишайнологии, так как они отличаются от остальных групп листоватых лишайников анатомическим строением и узкой экологической приуроченностью.

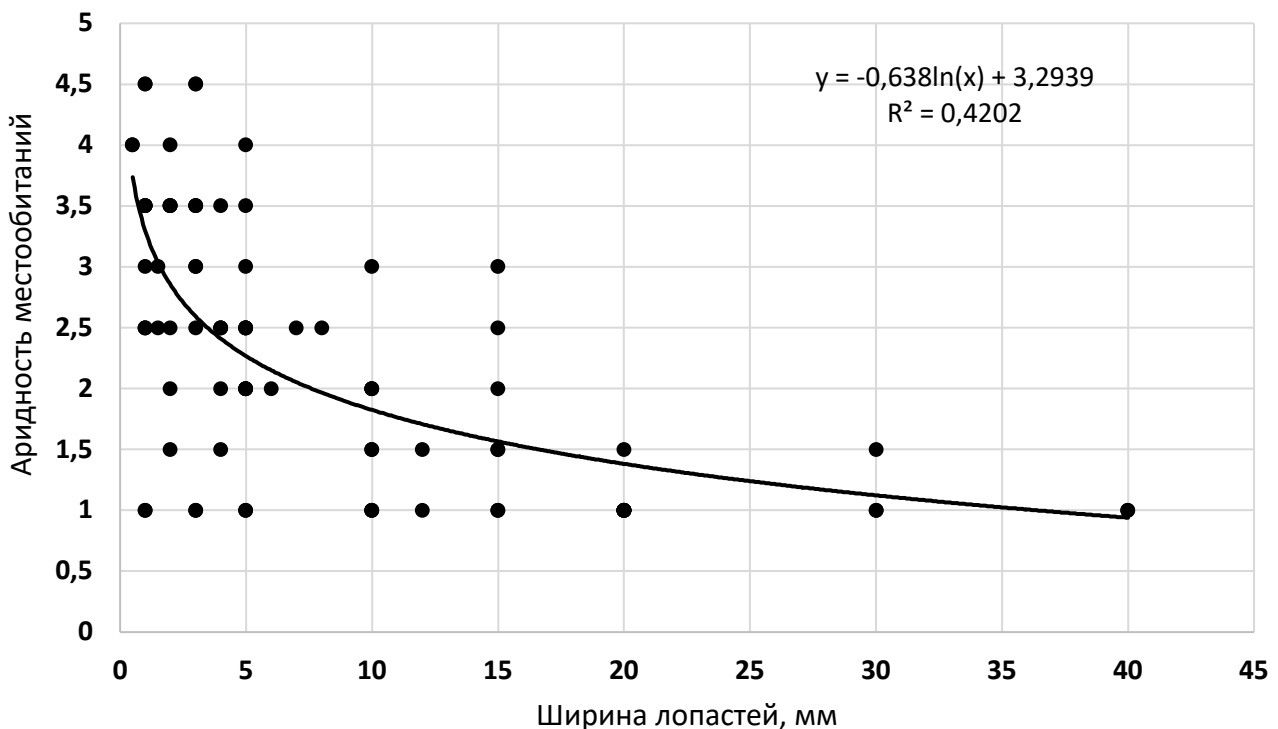


Рисунок 6. Связь между шириной лопастей листоватых лишайников Беларуси и степенью аридности их местообитаний

Тенденция изменения структуры таллома за счет его расчленения на более мелкие и/или короткие элементы (ареолы, чешуйки, лопасти) в связи с адаптацией к существованию в более освещенных и сухих условиях прослеживается и в рядах групп классов бородавчато- и чешуйчато-кустистых и кустистых жизненных форм

лишайников. Более того, подобная тенденция может быть отмечена и для классов жизненных форм в целом, несмотря на то, что отдельные группы в пределах каждого класса обладают различной экологической приуроченностью.

4.4 Эколого-субстратный анализ лишенобиоты

Распределение лишайников Беларуси по типам субстратов произрастания представлено на рисунке 7.

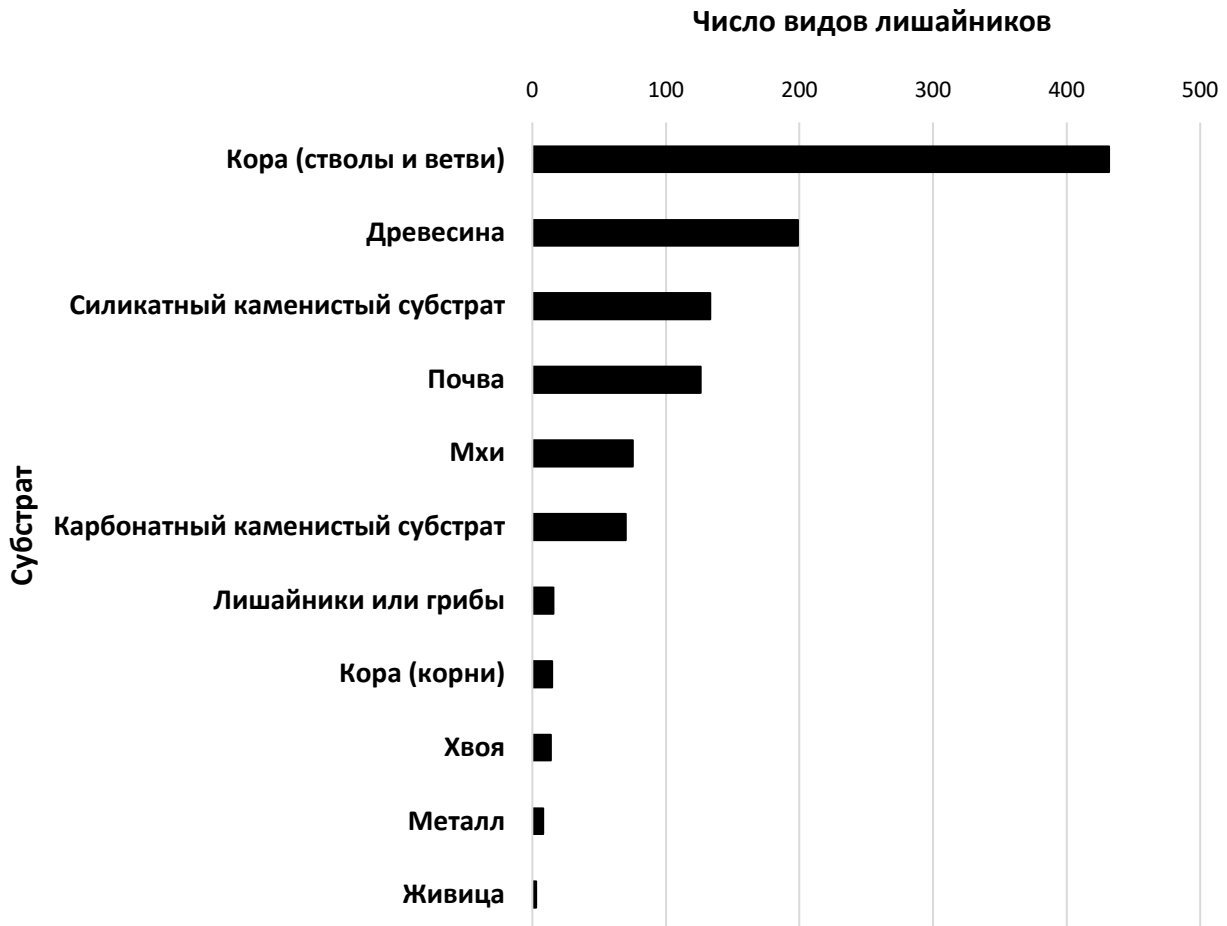


Рисунок 7. Распределение лишайников по типам субстратов произрастания

Эпифитные лишайники Беларуси заселяют 49 пород деревьев, кустарников и кустарничков. Основными видами форофитов выступают дуб черешчатый – *Quercus robur*, ольха – *Alnus spp.*, осина – *Populus tremula*, береза – *Betula spp.*, сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris* и ель – *Picea spp.* Значительно также число эпифитов на клене платановидном – *Acer platanoides*, ясене обыкновенном – *Fraxinus excelsior*, грабе обыкновенном – *Carpinus betulus*, липе сердцелистной – *Tilia cordata* и ивах – *Salix spp.* Сравнение видового состава лишайников 49 форофитов методом кластерного анализа выявило значительное различие их видового состава. Тем не менее на уровне, соответствующем значению индекса Серенсена более 0.5, можно выделить 3 кластера, объединяющих древесные породы с относительно высоким сходством видового состава лишайников. Центральный кластер (I) формируют 13 форофитов (*Acer platanoides*, *Alnus spp.*,

Betula spp., *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Picea* spp., *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Salix* spp., *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata* и *Ulmus* spp.), характеризующихся наибольшим числом эпифитов (в среднем 149 вида лишайников). Кластер II – 15 форофитов, характеризующихся небольшим разнообразием лишайников (в среднем 23 видов). Эти древесные породы произрастают преимущественно на урбанизированных территориях, ввиду чего типичными для них являются виды лишайников из «синантропного ядра» (Цуриков, 2013а). Кластер III – *Populus alba* и *P. canadensis* (C_s 0.54), также широко представленные в городской среде, однако для них характерен несколько иной видовой состав лишайников.

Из 432 видов, произрастающих на коре стволов и ветвей деревьев и кустарников, к узкоспециализированным (облигатным) эпифитам можно отнести немногим более половины от указанного числа (236; 55%).

В Беларуси отмечено 199 лишайников, произрастающих на древесине. Подавляющее большинство их «факультативно»-эпиксильные, колонизируют кроме древесины и другие субстраты произрастания: кору деревьев и кустарников, корневые выворотни, камни, почву, мхи, хвою, лишайники и грибы. Облигатных эпиксиллов только 19 видов, 18 из которых крайне редки на территории Беларуси и известны менее, чем из 5 локалитетов. Более половины облигатных эпиксиллов встречается исключительно в пределах ООПТ. Нами показано, что разнообразие эпиксильной лишенобиоты связано преимущественно с количеством подходящего субстрата произрастания. По-видимому, ограничение хозяйственной деятельности на ООПТ благоприятно сказывается на накоплении древесины различной степени деструкции, как субстрата для освоения лишайниками.

В Беларуси отмечено 166 лишайников, произрастающих на каменистых субстратах. Однако несмотря на достаточно большое общее число эпилитных лишайников Беларуси, почти половина представителей (74, или 45%) является охраняемыми, единично встречающимися или вероятно исчезнувшими видами. Лишенобиота каменистых субстратов весьма специфична – значение индекса сходства Серенсена составляет лишь 0.13 (рис. 8). При этом видовой состав лишайников, заселяющих карбонатные и силикатные каменистые субстраты, также существенно отличается. В связи с практически полным отсутствием естественных выходов карбонатных каменистых пород основными доступными кальцийсодержащими субстратами являются материалы антропогенного происхождения: цемент, бетон, кирпич, шифер и др. В отличие от карбонатных, силикатные субстраты заселяются преимущественно видами естественных местообитаний, редко встречающимися или отсутствующими на территориях, затронутых деятельностью человека.

Эпигейная эколого-субстратная группа является четвертой по численности в лишенобиоте Беларуси. В таксономическом отношении более половины эпигейных видов являются представителями родов *Cladonia* (41%) и *Peltigera* (11%). Облигатными эпигейными видами на территории Беларуси являются только 27 видов лишайников.

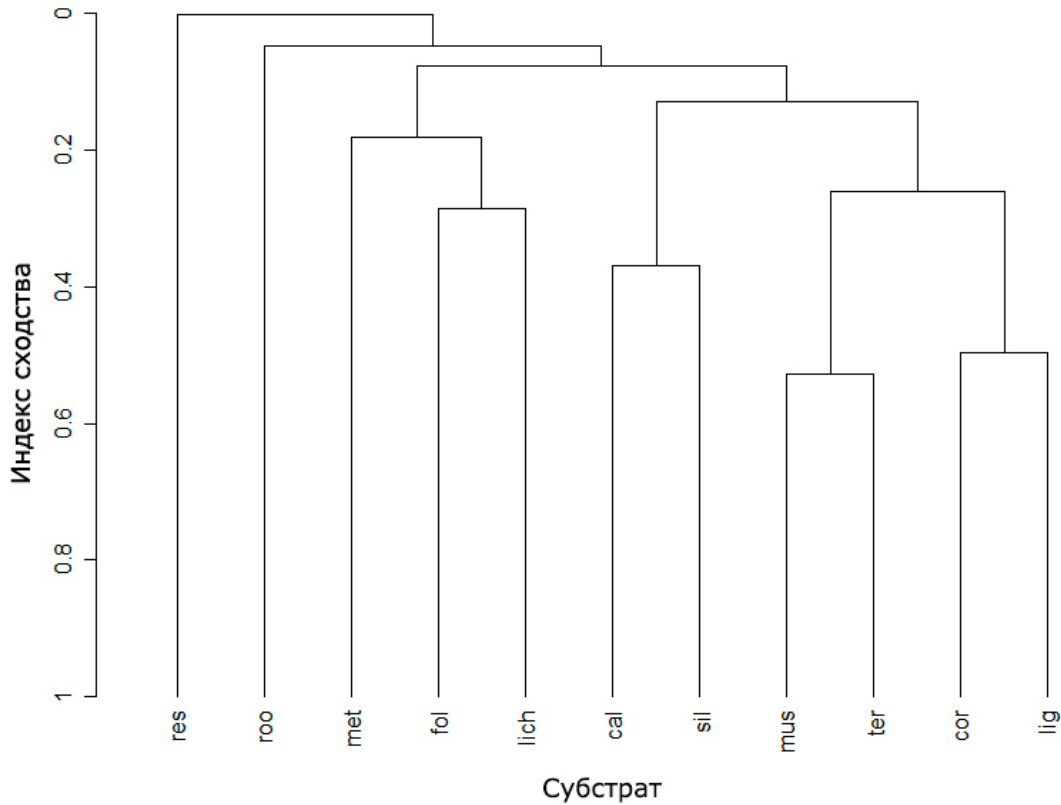


Рисунок 8. Оценка сходства видового состава лишайников основных групп субстратов с использованием качественного коэффициента сходства Серенсена (cal – камни (карбонат), cor – корка деревьев и кустарников, fol – хвоя, lig – древесина, lich – лишайники, res – живица, roo – корневые выворотни, sil – камни (силикат), met – металл, mus – мхи, ter – почва)

Глава 5. Обзор и ревизия отдельных групп лишайников Беларуси

5.1 Ревизия лишайников группы видов *Cladonia pyxidata-chlorophaea*

В результате изучения методом тонкослойной хроматографии 514 гербарных образцов группы *Cladonia pyxidata-chlorophaea*, собранных в 1937–2014 гг., были выявлены 11 видов. Наиболее распространенным в Беларуси лишайником группы является *C. grayi* (228 образцов, или 44.3% от числа исследованных). *C. fimbriata* представлен 114 образцами (22.2%), *C. chlorophaea* – 77 (15.0%), *C. merochlorophaea* – 39 (7.6%), *C. monomorpha* – 32 (6.2%), *C. pyxidata* – 13 (2.5%), *C. cryptochlorophaea* – 4 (0.8%), *C. conista* – 3 (0.6%), *C. novochlorophaea* – 2 (0.4%), *C. homosekikaica* и *C. pocillum* – по 1 (0.2%). *Cladonia conista*, *C. cryptochlorophaea*, *C. homosekikaica*, *C. merochlorophaea*, *C. monomorpha* и *C. novochlorophaea* впервые приведены для Беларуси. Произрастание видов *C. chlorophaea* s. str. и *C. grayi* на территории страны подтверждено методом ТСХ. Впервые выявлена различная субстратная приуроченность хемотипов *C. grayi*. Составлены морфологические описания видов, основанные на белорусском материале, изучена их экологическая и субстратная приуроченность в условиях республики.

5.2 Ревизия лишайников рода *Lepraria*

Род *Lepraria* на территории Беларуси представлен 10 видами. *Lepraria incana* представлен 192 образцами (44.7% от общего количества) и является наиболее распространенным представителем рода. *L. elobata* – представлен 70 образцами (16.3%), *L. finkii* – 57 (13.3%), *L. jackii* – 65 (17.4%), *L. vouauxii* – 16 (3.7%), *L. eburnea* – 7 (1.6%), *L. neglecta* – 5 (1.2%), *L. ecorticata* – 4 (0.9%), *L. rigidula* – 3 (0.7%), *L. caesioalba* – 1 (0,2%). *Lepraria ecorticata*, *L. rigidula* и *L. vouauxii* впервые приведены для территории Беларуси. Составлены морфологические описания видов, основанные на белорусском материале, изучена их экологическая и субстратная приуроченность в условиях республики.

5.3 Ревизия лишайников рода *Parmelia*

Род *Parmelia* на территории Беларуси представлен 5 видами (*P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis*, *P. serrana* и *P. sulcata*), из которых *P. ernstiae* является новым для территории республики. Образцы вида *P. fraudans*, включенного Красную книгу Беларуси (категория DD), были переопределены в ходе ревизии, и вид исключен из списка лишайнобиоты республики. Впервые для *P. serrana* указано наличие лобаровой кислоты и выявлено три хемотипа. На основании этих данные пересмотрены видовые концепции некоторых представителей группы *P. saxatilis* s. lat. Изучение свежесобранного материала *P. sulcata* молекулярно-генетическими методами не выявило образцы *P. encryptata*.

5.4 Ревизия лишайников рода *Xanthoparmelia*

В результате изучения методом тонкослойной хроматографии 206 образцов рода *Xanthoparmelia*, собранных на территории Беларуси за период 1905–2017, выявлены 6 видов этого рода. 79 образцов (38%) содержат усниновую кислоту и относятся к видам *X. angustiphylla* (4 образца) и *X. conspersa* (75). Еще 127 (62%) образцов принадлежат группе «*Xanthoparmelia pulla*», представленной на территории республики 4 видами лишайников – *X. delisei* (36 образцов, или 28%), *X. loxodes* (28; 22%), *X. pulla* (15; 12%) и *X. verruculifera* (48; 38%). Виды *X. angustiphylla* и *X. delisei* впервые указываются для Беларуси. Установлено, что *X. pokornyi* и *X. stenophylla* ошибочно приводились для Беларуси. *X. loxodes* должен быть исключен из списка лишайников Красной Книги Республики Беларусь, нуждающихся в профилактической охране (категория DD).

5.5 Распространение разновидностей лишайника *Pseudevernia furfuracea*

Лишайник *Pseudevernia furfuracea* на территории Беларуси представлен 2 разновидностями – *P. furfuracea* var. *furfuracea* (95% проанализированного материала) и *P. furfuracea* var. *ceratea* (5%). Для разновидностей выявлена различная экологическая приуроченность и субстратная селективность: *P. furfuracea* var. *furfuracea* предпочитает еловые древостой, *P. furfuracea* var. *ceratea* – сухие сосновые леса. С точки зрения ресурсного потенциала лишайник *Pseudevernia furfuracea* можно рассматривать как источник физодовой кислоты и ее производных.

5.6 Ревизия некоторых охраняемых видов лишайников

Род *Cetrelia* на территории Беларуси представлен 3 видами: *C. cetrarioides* (6% общего числа образцов), *C. monachorum* (43%) и *C. olivetorum* (51%). Субстратная избирательность видов *Cetrelia*, выявленная нами, не совпадает с таковой в Центральной Европе. Ввиду разной частоты встречаемости выявленных видов нами предложено внести всех представителей рода *Cetrelia* в список лишайников-кандидатов на включение в очередное издание Красной книги Республики Беларусь. Предлагается присвоить *Cetrelia cetrarioides* категорию 1 (CR), а *C. monachorum* и *C. olivetorum* – категорию 2 (EN).

Род *Hypotrachyna* на территории Беларуси представлен 2 видами: *H. afrorevoluta* (известен из 12 локалитетов) и *H. revoluta* (17 локалитетов). *Hypotrachyna afrorevoluta* впервые приводится для территории Беларуси. С использованием таблиц сопряженности доказана возможность использования морфологических характеристик нижней стороны краев лопастей талломов для определения слаборазвитых и поврежденных талломов *Hypotrachyna*: у *H. afrorevoluta* она является темно-коричневой до черной и матовой, у *H. revoluta* – светлой и блестящей. Рекомендуется перевести вид *H. revoluta* с 3 категории охраны (VU) на более высокую (EN). Необходимо внести *H. afrorevoluta* в список лишайников-кандидатов для включения в очередное издание Красной книги Республики Беларусь с присвоением наивысшей категории национальной природоохранной значимости (CR) как вид, находящийся на грани исчезновения.

В ходе ревизии гербарных образцов рода *Parmotrema* среди материала *P. stuppeum* выявлен один образец *P. perlatum*. Этот вид рекомендуется внести в список лишайников-кандидатов для включения в очередное издание Красной книги Республики Беларусь с присвоением наивысшей категории национальной природоохранной значимости (CR). Для *P. stuppeum* отмечено увеличение количества новых местонахождений.

Установлено, что род *Punctelia* на территории Беларуси представлен 3 видами: *P. borrieri*, *P. jeckeri* и *P. subrudecta*. *Punctelia jeckeri* впервые приводится для территории Беларуси. Рекомендуется перевести *Punctelia subrudecta* с I категории охраны (CR) на более низкую (EN). *Punctelia borrieri* и *P. jeckeri* рекомендуется включить в список кандидатов последующего издания Красной книги Республики Беларусь с присвоением категорий CR и EN, соответственно.

Глава 6. Оценка ресурсного потенциала лишайника *Hypogymnia physodes*

6.1 Особенности распределения лишайника *Hypogymnia physodes* в сосновых лесах юго-востока Беларуси

Выявлены основные закономерности распределения лишайника *Hypogymnia physodes* в сосновых лесах юго-востока Беларуси. Распределения величин проективного покрытия и удельной массы *H. physodes* в сосновых лесах связаны с возрастом и типом древостоя. Максимальные значения этих параметров отмечены в молодых и средневозрастных сосновых лесах осоково-сфагнового, мшистого и осокового типов (рис. 9). Наименьшие значения проективного покрытия и

удельной массы *H. physodes* выявлены в сосняках багульниковом, долгомошном и приручейно-травяном.

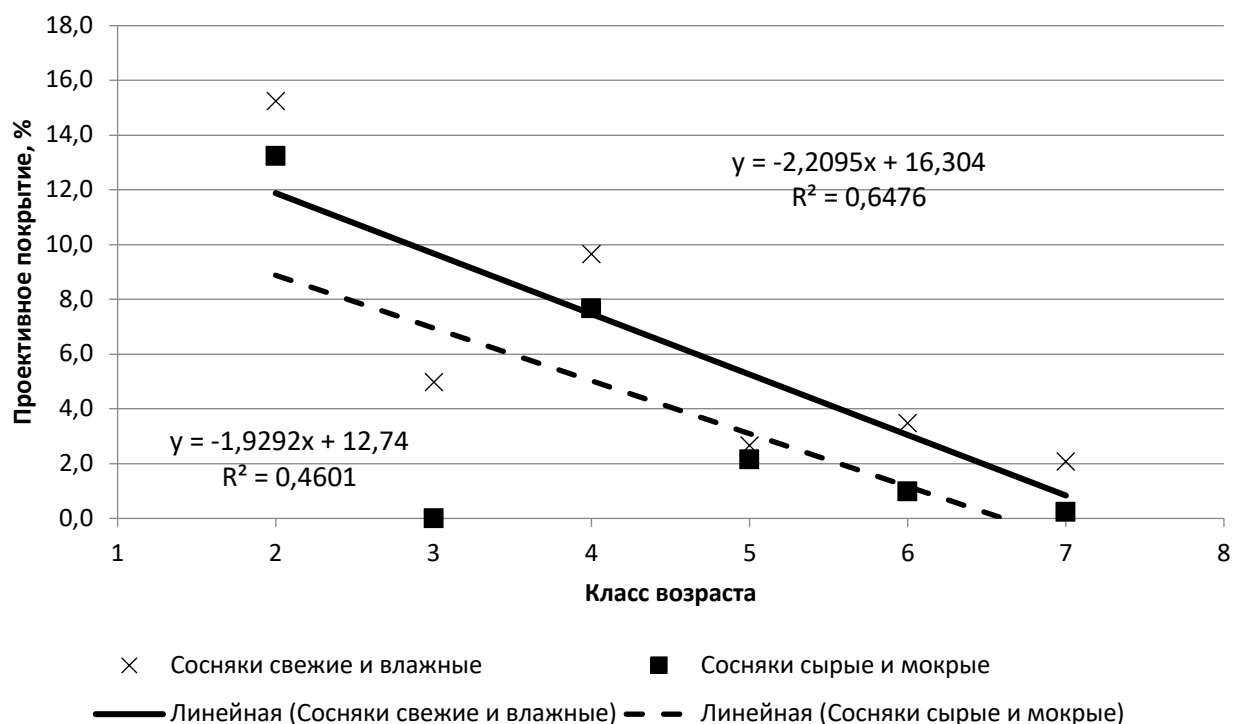


Рисунок 9. Распределение проективного покрытия *Hypogymnia physodes* в сосновых лесах Гомельского региона по классам возраста

Найдена статистически значимая связь между проективным покрытием лишайника *H. physodes* и его удельной массой ($r=0.77$; $p<0.01$). В среднем в сосновых лесах 1 проценту проективного покрытия лишайником ствола сосны соответствует 1.1 г/м^2 слоевищ.

6.2 Оценка ресурсного запаса лишайника *Hypogymnia physodes* в сосновых лесах юго-востока Беларуси

С учетом таксационных показателей можно заключить, что в целом по Гомельскому ГПЛХО доля заселенных *H. physodes* сосняков составляет около 80%. На основе полученных результатов по определению удельной массы лишайника в различных типах леса с использованием разработанной методики (патент Республики Беларусь № 20311) была проведена оценка запаса *H. physodes* для ГЛХУ «Гомельский лесхоз» (табл. 4).

Таким образом, запас *H. physodes* в Гомельском лесхозе составляет свыше 240 т. В расчет не была включена масса лишайника, находящаяся на опаде – ветвях и сучьях.

Таблица 4. Запас *H. physodes* в сосновых лесах ГЛХУ «Гомельский лесхоз» (в кг)

Группа возрастов	Тип леса							
	Мшистый	Орляковый	Черничный	Приручейно- травяной	Долгомошный	Багульниковый	Осоковый	Осоково- сфагновый
Молодняки	3703.8	3041.6	60397.7	14.4	721.4	38.4	82.3	7.8
Средневозрастные	88816.6	38152.4	24564.5	56.2	335.4	144.0	351.1	38.8
Приспевающие	10281.6	3677.9	421.6	14.2	125.1	38.3	80.1	7.0
Спелые	4377.6	735.2	540.7	8.6	16.9	24.0	53.8	5.2
ВСЕГО	107179.6	45625.1	85924.5	93.4	1198.8	244.7	576.3	58.8

6.3 Содержание вторичных метаболитов в слоевищах *Hyrogymnia physodes*

Показано, что наибольшие количества вторичных лишайниковых метаболитов из *H. physodes* извлекают ацетон, этанол, изопропанол и диэтиловый эфир, несколько меньшее – бензол, толуол и о-ксилол. Гексан и петролейный эфир извлекают из слоевищ только атранорин и хлоратранорин.

Методом ВЭЖХ было оценено содержание атранорина и хлоратранорина в слоевищах *H. physodes*, отобранных в различных типах сосняков Гомельского региона. Выявлено, что максимальное содержание кортикальных лишайниковых веществ присуще слоевищам, произрастающим в сосняках багульниковом, черничном и осоковом, наименьшее – в осоково-сфагновом типе леса. В пределах групп возрастов и в разрезе субстратов произрастания достоверных отличий не обнаружено. Среднее содержание атранорина составило 11.88 мг/г при размахе выборки 6.79–20.31 мг/г, хлоратранорина 6.49 (4.05–9.53) мг/г. С учетом данных о соотношении лишайниковых веществ в слоевищах *H. physodes*, суммарное содержание вторичных метаболитов в слоевищах *H. physodes* юго-востока Беларуси оценено в 170–210 мг/г сухой массы лишайника.

ВЫВОДЫ

1. Изучено разнообразие лишенобиоты Беларуси. Список лишайников и лишенофильных грибов включает 722 вида, 3 подвида, 1 разновидность и 1 форму лишайников и лишенофильных грибов из 237 родов, 88 семейств, 44 порядков, 11 классов, 2 отделов. Два вида – *Capronia suiiae* и *Endophragmiella stordeuriana* – описаны как новые для науки, 78 видов впервые приводятся для территории Беларуси. Предложена 1 новая номенклатурная комбинация – *Hyphodiscus ucrainicus*. Показана несостоятельность выделения *Xanthoria polessica* и *X. coomae* в качестве самостоятельных видов, и обе таксономические комбинации предложено рассматривать в качестве синонимов *X. parietina*. 99 видов лишайников и лишенофильных грибов исключены из списка лишенобиоты

Беларуси на основании переопределения гербарных образцов или как сомнительные находки.

2. В Беларуси лишайники представлены в основном представителями класса *Lecanoromycetes*, порядка *Lecanorales*. В спектре семейств лидирующие позиции занимают *Parmeliaceae* > *Cladoniaceae* > *Ramalinaceae* > *Lecanoraceae* > *Physciaceae* > *Teloschistaceae* > *Verrucariaceae* > *Peltigeraceae* > *Arthoniaceae* > *Caliciaceae*, в родовом спектре – *Cladonia* > *Lecanora* > *Peltigera* > *Arthonia* > *Chaenotheca* > *Bacidia* > *Rhizocarpon* > *Usnea* > *Micarea* > *Calicium* > *Ramalina*. Сравнение таксономических спектров лишайнобиот Беларуси, Литвы, Латвии и Центрального Нечерноземья России методом кластерного анализа показывает промежуточное, «эктонное» положение лишайнобиоты Беларуси, ее связующую роль между лишайнобиотами Литвы и Латвии, включающих территории с субокеаническим климатом, и значительно более континентальной лишайнобиотой ЦНР.

3. В лишайнобиоте Беларуси выделено 7 географических элементов, из которых наиболее представлены неморальный (226 видов лишайников), бореальный (215 видов) и мультizonальный (196 видов). Представители гипоарктомонтанного (31), монтанного (26), субокеанического (12) и аридного (7 видов) географических элементов незначительно представлены в структуре лишайнобиоты и не играют существенной роли в современных ценозах. Основу лишайнобиоты Беларуси (87%) составляют виды с широкими ареалами – мультирегиональным и голарктическим. Европейский, европейско-североафриканский, еврамериканский, евразийский и палеарктический ареалы характерны лишь 90 (13%) видам лишайников и лишайнофильных грибов. Выявлена тенденция неморализации и аридизации лишайнобиоты Беларуси, которая соответствует динамике изменения растительного и животного мира республики и связана, по-видимому, с изменением климатических характеристик территории.

4. Представлена система жизненных форм, основанная на интеграции иерархической системы и морфолого-анатомического подхода, оптимально отражающая вариабельность биоморф лишайников лесной зоны. Согласно этой системе, лишайнобиота Беларуси насчитывает 30 групп, 4 класса, 3 типа и 2 отдела жизненных форм. На территории страны преобладают мезофитные лесные (266; 42.6%) и эвритоппные таксоны лишайников (259; 41.4%). Число ксерофитных представителей лишайнобиоты невелико (100; 16.0%). В ряду классов и групп жизненных форм выявлена тенденция изменения структуры таллома за счет его расчленения на более мелкие и/или короткие элементы (ареолы, чешуйки, лопасти) в связи с адаптацией к существованию в более освещенных и/или сухих условиях.

5. В Беларуси преобладают эпифитные лишайники – 432 вида, заселяющие 49 видов деревьев и кустарников. Основными видами форофитов выступают *Quercus robur*, *Alnus* spp., *Populus tremula*, *Betula* spp., *Pinus sylvestris* и *Picea* spp. По видовому составу лишайников выделено 3 кластера ($C_s > 0.5$) форофитов, сформированных деревьями, встречающимися преимущественно в естественных ценозах (I) и произрастающих преимущественно на урбанизированных территориях (II и III). Выявлено, что большая часть облигатных эпифитов (75%) представлена видами с накипным типом таллома. Эпиксильная эколого-субстратная группа насчитывает 199 видов. Определены ее представители,

которые могут быть использованы для выявления «биологически ценных» лесных ландшафтов. Лихенобиота каменистых субстратов насчитывает 166 видов и является весьма специфичной (Cs 0.13). Выявлено существенное отличие видового состава лишайников-кальцефилов, типичных представителей городской биоты, от лишайников силикатных каменистых субстратов, являющихся видами естественных местообитаний. Эпигейная эколого-субстратная группа насчитывает 126 видов, более половины (52%) которых являются представителями родов *Cladonia* и *Peltigera*.

6. Проведены ревизии лишайников комплекса *Cladonia ruxidata-chlorophaea*, родов *Cetrelia*, *Hypotrachyna*, *Lepraria*, *Parmelia*, *Parmotrema*, *Punctelia*, *Xanthoparmelia*, а также *Pseudevernia furfuracea*, позволившие пересмотреть особенности распространения, экологическую и субстратную приуроченность, а также природоохранный статус отдельных представителей в Беларуси. Предложено внести всех представителей рода *Cetrelia*, а также *Hypotrachyna afrorevoluta*, *Parmotrema perlatum*, *Punctelia borreri* и *Punctelia jeckeri* в список лишайников-кандидатов на включение в очередное издание Красной книги Республики Беларусь, изменить категории охраны *Hypotrachyna revoluta* и *Punctelia subrudecta*, а также исключить *Parmelia fraudans* и *Xanthoparmelia loxodes* из списка лишайников Красной Книги, нуждающихся в профилактической охране.

7. Показана возможность использования лишайника *Hypogymnia physodes* в качестве перспективного сырья. Найдена достоверная связь между удельной массой *H. physodes* и его проективным покрытием, составляющая в среднем 1.1 г/м² слоевищ на 1% покрытия ствола сосны. Оценен ресурсный запас *H. physodes* для ГЛХУ «Гомельский лесхоз», составляющий не менее 240 т. Методом ВЭЖХ выявлено, что наибольшие количества вторичных метаболитов из *H. physodes* извлекают ацетон, этанол, изопропанол и диэтиловый эфир. Определено содержание атранорина (6.79–20.31 мг/г) и хлоратранорина (4.05–9.53 мг/г) при средних значениях 11.88 мг/г и 6.49 мг/г соответственно, а также суммарное содержание всех вторичных метаболитов в слоевищах *H. physodes* юго-востока Беларуси, составляющее 170–210 мг/г сухой массы лишайника. Полученные результаты являются базой для разработки научных основ использования лишайников как нового и перспективного сырья для лесохимической индустрии. Их использование может явиться новым направлением лесохимии в Республике Беларусь, послужить основой для разработки новой отрасли побочного лесопользования и лесного ресурсоведения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Цуриков А.Г. Ареалогический анализ лишенобиоты Беларуси // Бот. журн. 2019. Т. 104. № 11. С. 1665–1680.
2. Цуриков А.Г. Динамика географической структуры лишенобиоты Беларуси как индикатор современных биоклиматических условий // Бот. журн. 2019. Т. 104. № 8. С. 1167–1188.

3. **Цуриков А.Г.** Жизненные формы лишайников Беларуси // Бот. журн. 2020. Т. 105. № 6. С. 523–541.
4. **Цуриков А.Г.,** Мучник Е.Э. Таксономический анализ лишенобиоты Беларуси // Бот. журн. 2021. Т. 106. № 1. С. 3–21.
5. **Цуриков А.Г.** Предварительные сведения о напочвенных лишайниках Беларуси // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2020. № 4. С. 221–231.
6. **Цуриков А.Г.** Эпифитные лишайники Беларуси. II. Облигатные и факультативные эпифиты // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2021. Т. 35. С. 51–60.
7. **Цуриков А.Г.,** Белый П.Н. Распространение разновидностей лишайника *Pseudevernia furfuracea* (Parmeliaceae) в Беларуси // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2020. № 3. С. 85–95.
8. **Цуриков А.Г.,** Цурикова Н.В. Эпифитные лишайники Беларуси. I. Особенности распределения по древесным породам // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2020. № 2. С. 59–71.
9. Degtjarenko P., Mark K., Moisejevs R., Himelbrant D., Stepanchikova I., **Tsurykau A.,** Randle T., Scheidegger C. Low genetic differentiation between apotheciate *Usnea florida* and sorediate *Usnea subfloridana* (Parmeliaceae, Ascomycota) based on microsatellite data // Fungal Biol. 2020. Vol. 124. P. 892–902.
10. Launis A., Malíček J., Svensson M., **Tsurykau A.,** Sérusiaux E., Myllys L. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina* // Mycologia. 2019. Vol. 111. № 4. P. 574–592.
11. Moroz E., **Tsurykau A.** *Badhamia versicolor* and *Trichia subfusca*, new records for Belarus // Mycotaxon. 2020. Vol. 135. P. 365–370.
12. **Tsurykau A.** Contribution to the knowledge of lichen-forming and lichenicolous fungi of Gomel region (Belarus) // Bot. Lith. 2017. Vol. 23. № 2. P. 123–129.
13. **Tsurykau A.** *Licea parasitica* (Myxomycetes) new to Belarus // Bot. Lith. 2017. Vol. 23. № 1. P. 63–64.
14. **Tsurykau A.** New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. III. With an updated checklist of lichenicolous fungi // Herzogia. 2017. Vol. 30. № 1. P. 152–165.
15. **Tsurykau A.** A provisional checklist of the lichens of Belarus // Opuscula Philolichenum. 2018. Vol. 17. P. 374–479.
16. **Tsurykau A.,** Etayo J. *Capronia suijsae* (Herpotrichiellaceae, Eurotiomycetes), a new fungus on *Xanthoria parietina* from Belarus, with a key to the lichenicolous species growing on *Xanthoria* s. str. // Lichenologist. 2017. Vol. 49. № 1. P. 1–12.
17. **Tsurykau A.,** Golubkov V. The lichens of the *Cladonia pyxidata-chlorophaea* complex in Belarus // Folia Cryptog. Estonica. 2015. Vol. 52. P. 63–71.
18. **Tsurykau A.,** Suija A., Khranchankova V. New records of lichenicolous fungi from the Gomel Region of Belarus // Folia Cryptog. Estonica. 2013. Vol. 50. P. 67–71.

19. **Tsurykau A.**, Golubkov V., Kukwa M. New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus // *Herzogia*. 2014. Vol. 27. № 1. P. 111–120.

20. **Tsurykau A.**, Golubkov V., Bely P. The genera *Hypotrachyna*, *Parmotrema* and *Punctelia* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus // *Herzogia*. 2015. Vol. 28. № 2. P. 736–745.

21. **Tsurykau A.**, Suija A., Heuchert B., Kukwa M. New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. II // *Herzogia*. 2016. Vol. 29. № 1. P. 164–175.

22. **Tsurykau A.**, Golubkov V., Bely P. The genus *Lepraria* (Stereocaulaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus // *Folia Cryptog. Estonica*. 2016. № 53. P. 43–50.

23. **Tsurykau A.**, Golubkov V., Bely P. The lichen genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in Belarus // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2018. Vol. 55. P. 125–132.

24. **Tsurykau A.**, Bely P., Golubkov V., Persson P.-E., Thell A. The lichen genus *Parmelia* (Parmeliaceae, Ascomycota) in Belarus // *Herzogia*. 2019. Vol. 32. № 2. P. 375–384.

25. Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T., Tedersoo L., Haelewaters D., Rajeshkumar K.C., Zhao R.L., Aptroot A., Leontyev D.V., Saxena R.K., Tokarev Y.S., Dai D.Q., Letcher P.M., Stephenson S.L., Ertz D., Lumbsch H.T., Kukwa M., Issi I.V., Madrid H., Phillips A.J.L., ... **Tsurykau A.**, ... Thines M. Outline of Fungi and fungus-like taxa // *Mycosphere*. 2020. Vol. 11. № 1. P. 1060–1456.

Патенты

1. Щетка-скребок: пат. 9574 Респ. Беларусь, МПК51 А 01 В 1/00, А 01 D 93/00 / О.М. Храмченкова, **А.Г. Цуриков**; заявитель Гомельский гос. ун-т. – № и 20130253; заявл. 25.03.2013; опубл. 30.10.2013 // Афіцыйны бюл. / Нац. цэнтр інтэлектуал. уласнасці. – 2013. – № 5. – С. 145.

2. Способ определения запаса эпифитного лишайника: пат. 20311 Респ. Беларусь, МПК51 А 01 G 23/00 / О.М. Храмченкова, **А.Г. Цуриков**; заявитель Гомельский гос. ун-т. – № а 20130671; заявл. 27.05.2013; опубл. 30.08.2016 // Афіцыйны бюл. / Нац. цэнтр інтэлектуал. уласнасці. – 2016. – № 4. – С. 81–82.

Монографии

1. **Цуриков А.Г.** Лишайники юго-востока Беларуси. Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2013. 276 с.