

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЛИШАЙНИКОВ БЕЛАРУСИ

© 2020 г. А. Г. Цуриков^{1,2,*}

¹ Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины
ул. Советская, 104, г. Гомель, 246019, Беларусь

² Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева
Московское шоссе, 34, Самара, 443086, Россия

*e-mail: tsurykau@gmail.com

Поступила в редакцию 05.12.2019 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 28.02.2020 г.

В статье представлена система жизненных форм лишайников лесных сообществ, основанная на интеграции иерархической системы жизненных форм и морфолого-анатомического подхода. Всего выделено 30 групп биоморф, объединенных в 4 класса, 3 типа и 2 отдела. В рамках каждого класса показана эволюция в ряду групп жизненных форм, отражающая адаптацию лишайников к существованию в более освещенных и сухих условиях. Проведен биоморфологический анализ лишайников Беларуси с использованием предложенной системы, выявивший преобладание эвритопных (42.7%) и мезофитных лесных таксонов (41.8%). Число лишайников, предпочитающих ксерофитные условия, относительно невелико (15.5%).

Ключевые слова: биоморфы, адаптация, аридность, освещенность

DOI: 10.31857/S0006813620040092

Возникновение симбиотических отношений между грибом и водорослью считается основным источником появления эволюционных инноваций, приведших к возникновению огромного разнообразия морфологических форм среди лишайник-образующих представителей отдела Ascomycota. Морфологические структуры такого уровня сложности не отмечены ни в одном из других таксонов грибных организмов (Honegger, 1991). Такое разнообразие морфологических и анатомических форм обусловлено адаптацией лишайников к разнообразным условиям окружающей среды, поскольку независимо от условий произрастания необходимо обеспечить фотобионту необходимое количество света, воздуха и влаги для эффективного осуществления процесса фотосинтеза (Hawksworth, 1988).

Несмотря на то, что первые попытки классификации разнообразия морфологических форм талломов лишайников были предприняты еще в конце XIX века (Zukal, 1891), а первые детализированные системы жизненных форм были созданы в 1920-х гг. (Freu, 1923), 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 (Ahti et al., 1999, 2002, 2007, 2013; Nash et al., 2002, 2004, 2007; Smith

et al., 2009; Thell, Moberg, 2011) и иерархическая система жизненных форм Н.С. Голубковой (Golubkova, 1983), в основу которой был положен эволюционно-экобиоморфологический принцип. Преимуществом последней является отражение эволюционных отношений разных жизненных форм лишайников (Muchnik, 2015), однако разработанная для анализа лишайников Монголии система Н.С. Голубковой не охватывает все многообразие жизненных форм лишайников других природных территорий. Определенные шаги по доработке иерархической системы жизненных форм лишайников были сделаны С.А. Пристяжнюком применительно к территории субарктических тундр (Pristyazhnyuk, 1996a, 1996b). В частности, им были введены новые группы и подгруппы биоморф лишайников, характерных для п-ова Ямал. Однако, некоторые жизненные формы лишайников, характерные, в том числе и для лесных сообществ, до настоящего времени не отражены в иерархической системе Н.С. Голубковой (Himelbrant, Kuznetsova, 2014). Целью данной работы явилось дополнение вышеназванной системы для максимального охвата существующих жизненных форм лишайников, характерных для лесных сообществ, а также биоморфологический анализ лишайников Беларуси с использованием предложенной системы.

Настоящая работа основана на анализе опубликованного ранее списка видов лишайников Беларуси (Tsurukau, 2018), составленного на основании результатов собственных полевых исследований 2003–2017 гг., проведенных ревизий отдельных систематических групп лишайников (роды *Cetrelia*, *Hypotrachyna*, *Lepraria*, *Parmotrema*, *Punctelia*, *Xanthoparmelia*, группа *Cladonia chlorophaea-pxidata*) (Bely et al., 2014a; Tsurukau, Golubkov, 2015; Tsurukau et al., 2015, 2016a, 2018a), а также анализе содержания 386 статей и материалов конференций, опубликованных за почти 240-летнюю историю изучения лишайников Беларуси (1781–2017). Названия таксонов лишайников приведены согласно вышеупомянутому списку (Tsurukau, 2018).

Следуя современному представлению о жизненной форме растений (Mirkin, Naumova, 2014), в настоящей работе под жизненной формой лишайника понимается общий его облик (габитус), обусловленный своеобразием морфологической и анатомической структуры таллома, формирующейся в результате роста и развития в определенных условиях среды. При оценке жизненной формы лишайника учитывали два тезиса, ранее принятых для систем жизненных форм сосудистых растений (Serebryakov, 1962; Khokhryakov, 1981) и обычно учитываемых в лихенологии (Pristyazhnyuk, 1996a; Muchnik, 2015): один вид может быть представлен разными жизненными формами в различных частях ареала или в разных экологических условиях; индивидуум в процессе онтогенеза может сменить несколько жизненных форм. В качестве примера можно привести морфологическое описание *Arthonia exilis* (Flörke) Anzi из определителя лишайников СССР (Makarevich, 1977) (в квадратных скобках указаны жизненные формы из предлагаемой системы, соответствующие вышеприведенной части описания) – слоевище тонкое до очень тонкого, цельное [плотнокорковый] или слегка трещиноватое [трещиноватый], иногда состоящее из слившихся мелких пятен, мелкозернистое до мелкобугорчатого [зернисто-бородавчатый], иногда мучнисто-зернистое [лепрозный], изредка заметное в виде мелких зерен только вокруг апотециев [аталлический]. Поэтому для видов с вариабельной морфологией таллома в качестве основной (учитываемой в анализе) жизненной формы принимали наиболее часто встречаемую на территории региона исследований (для *A. exilis* – плотнокорковую).

Характеристики жизненных форм с некоторыми изменениями следуют описаниям, предложенным Д.Е. Гимельбрантом и Е.С. Кузнецовой (Himmelbrant, Kuznetsova, 2014).

Степени сухости (аридности) и освещенности (инсоляции) местообитаний лишайников оцени-

вались по 5-балльной шкале согласно методике, разработанной P.L. Nimis, S. Martellos (2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Принятые для лишайнобиоты Беларуси ранги жизненных форм представлены в табл. 1. Ниже приводим характеристику выделенных рангов. В качестве примеров приведены наиболее типичные для данной жизненной формы представители лишайнобиоты Беларуси.

ОТДЕЛ I. ЭНДОГЕННЫЕ. Слоевище развивается внутри субстрата.

ТИП 1. Плагиотропные. Слоевище ориентировано по отношению к субстрату горизонтально.

Класс 1.1. Накипные.

Группа 1.1.1. Эндосубстратные. Характеризуются полностью погруженной в субстрат вегетативной частью таллома (*Acrocordia gemmata* (Ach.) A. Massal., *Chaenotheca xyloxena* Nád., *Leptorhaphis atomaria* (Ach.) Szatala, *Sarcogyne regularis* Kőrb., *Xylographa paralella* (Ach. : Fr.) Fr. и др.).

В своей системе жизненных форм Н.С. Голубкова (Golubkova, 1983) выделяет группы эндофлеодных и эндолитных жизненных форм. Однако, обоснование данных групп основано на субстратной приуроченности лишайника и является скорее предметом субстратно-экологического анализа лишайнобиоты. С точки зрения биоморфологии жизненная форма у эндофлеодных и эндолитных лишайников идентична – талломы представлены пронизывающими субстрат грибными гифами, ассоциированными (постоянно или на отдельных этапах онтогенеза) с водорослевыми клетками, находящимися в поверхностном слое субстрата. Поэтому в представленной классификационной системе эндофлеодные и эндолитные лишайники объединены в одну группу жизненных форм – эндосубстратные (см. также Himmelbrant, Kuznetsova, 2014).

В Беларуси большинство лишайников этой жизненной формы являются мезофитными таксонами. Единичные виды (*Sarcogyne regularis* Kőrb.) приурочены к достаточно засушливым условиям.

Вопрос о положении эндогенных биоморф в филогенетических рядах жизненных форм и их роли в эволюции лишайникового симбиоза поднимался ранее (Muchnik, 2015). Обычно эндогенные биоморфы рассматривают как более высокую эволюционную ступень по сравнению с эпигенными лишайниками, обосновывая это наличием у некоторых эндолитных представителей анатомических поверхностных структур (литокортес), напоминающих коровой слой хорошо развитых стратифицированных биоморф (Büdel, Scheidegger, 2008). Следует, однако, отметить, что и у некоторых представителей с леп-

Таблица 1. Состав жизненных форм лишайников Беларуси
Table 1. Growth forms of lichens of Belarus

Отдел/Division	Тип/Type	Класс/Class	Группа/Group
Эндогенные 19 (3.3%) Endogenous	Плагитропные 19 (3.3%) Plagiotropic	Накипные 19 (3.3%) Crustose	Эндосубстратные 19 (3.3%)/Endosubstratal
			Аталлические 3 (0.5%)/Athallic (sheath around ascomata)
Эпигенные 565 (96.7%) Epigenous	Плагитропные 461 (78.9%) Plagiotropic	Накипные 345 (59.0%) Crustose	Лепрозные 20 (3.4%)/Leprose
			Гониоцистные 16 (2.7%)/Composed of gonioscysts
			Зернисто-бородавчатые 102 (17.5%)/Granular-verrucose
			Пленчатые 9 (1.5%)/Membranaceous
			Плотнокорковые 82 (14.1%)/Continuous
			Трешиноватые 28 (4.8%)/Rimose
			Трешиново-ареолированные 37 (6.3%)/Rimose-areolate
			Ареолированные 23 (3.9%)/Areolate
			Чешуйчато-ареолированные 12 (2.1)/Squamulose-areolate
			Чешуйчатые 6 (1.0%)/Squamulose
			Плакоидиодные 7 (1.2%)/Placodioid
			Умбиликатные 2 (0.3%)/Umbilicate
Широколопастные 32 (5.5%)/Broad-lobed	Листоватые 116 (19.9%) Foliose	Листоватые 116 (19.9%) Foliose	Широколопастные 32 (5.5%)/Broad-lobed
			Среднешироколопастные 24 (4.1%)/Medium broad-lobed
			Узколопастные 38 (6.5%)/Narrow-lobed
			Вздуголопастные 5 (0.9%)/Hollow-lobed
			Студенистые 15 (2.6%)/Gelatinous
			Шилевидные 10 (1.7%)/Subulate
			Палочковидные 9 (1.5%)/Vacciform
			Сцифовидные 28 (4.8%)/Scyphose
			Кустисто-разветвленные 15 (2.6%)/Richly branched
			Субфрутикозные 2 (0.3%)/Subfruticose
			Повисающие 2 (0.3%)/Pendent
			Прямостоячие 4 (0.3%)/Erect
Бородавчато-кустистые 62 (10.6%) Granular-fruticose or squamulose-fruticose	Плагитропные 62 (10.6%) Plagio-orthotropic	Листоватые 6 (0.9%) Foliose	Филаментозные 1 (0.2%)/Filamentose
			Повисающие 16 (2.8%)/Pendent
Повисающие 18 (3.1%)/Erect	Ортотропные 42 (7.2%) Orthotropic	Кустистые 36 (6.3%) Fruticose	Прямостоячие 18 (3.1%)/Erect
			Распростертые 1 (0.2%)/Decumbent

розными талломами, признаваемыми обычно в качестве исходных форм при возникновении симбиотических отношений между грибом и водорослью, наблюдается тенденция к усложнению анатомии слоевища, в частности, появление гипоталлома, морфологически и функционально схожего с сердцевинным слоем стратифицированных талломов (Lendemer, 2011). Считается, что большинство эндосубстратных видов находится на пути к утрате фотобионта и возвращению к сапротрофному питанию (Lutzoni et al., 2001). Подобные экологические стратегии характерны для разных систематических групп грибов, например, многих представителей подклассов Ostropomycetidae (Lecanoromycetes) и Chaetothyriomycetidae (Eurotiomycetes) (Gueidan et al., 2008; Spribille et al., 2014). С таксономической точки зрения эндосубстратные лишайники относятся к разным классам отдела Ascomycota (Coniocybomycetes, Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Lecanoromycetes) (Wijayawardene et al., 2018) и потому представляют собой полифилетическую группу грибов, имеющих различную степень интеграции с водорослевым компонентом. К сожалению, на сегодняшний день эндосубстратные лишайник-образующие грибы слабо изучены с применением молекулярных методов исследований, и потому вопросы об их происхождении и эволюции остаются открытыми.

ОТДЕЛ II. ЭПИГЕННЫЕ. Слоевеище развивается на поверхности субстрата.

ТИП 2. Плагитропные. Слоевеище ориентировано по отношению к субстрату горизонтально.

Класс 2.1. Накипные. Включает представителей, плотно прикрепленных к субстрату всей нижней поверхностью (Pristyazhnyuk, 1996a) или большей ее частью, при этом не имеющих нижнего корового слоя.

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 не иерархической системы биоморф (Himmelbrant, Kuznetsova, 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. 1). 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).

Группа 2.1.1. Аталлические. Характеризуются слабо развитым талломом, состоящим из отдельных мелких бугорков, обычно примыкающих к апотециям (некоторые виды рода *Thelocarpon* Nyl.).

Как и эндосубстратные, аталлические формы признаются большинством исследователей результатом вторичного упрощения слоевищ при переходе к сапротрофному питанию (Oxner, 1974; Pristyazhnyuk, 1996a; Muchnik, 2015). Все известные аталлические лишайники Беларуси (*Thelocarpon impressellum* Nyl., *T. intermediellum* Nyl., *T. laureri* (Flot.) Nyl.) обитают на разрушающейся древесине в лесных сообществах.

Группа 2.1.2. Лепрозные. Характеризуются нестратифицированным талломом, состоящим из отдельных мелких элементов (соредий) и лишенным хорошо выраженных анатомических структур (представители рода *Lepraria* Ach., *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell, *Cliostomum leprosum* (Räsänen) Holien et Tønsberg и др.).

Подробное изучение видового состава лишайников в 12 типах разновозрастных сосновых насаждений юго-востока Беларуси, отражающих весь трофогенный и гигрогенный ряд, показало, что лепрозные формы (*Chaenotheca stemonea* (Ach.) Müll. Arg., *Lepraria elobata* Tønsberg, *L. incana* (L.) Ach. и нек. др.) приурочены к свежим и влажным древостоям, обладающим сциофитными и мезофитными условиями (Tsurukau, Khramchankova, 2015). Приуроченность лепрозных лишайников к подобным местообитаниям отмечалась ранее (Golubkova, 1983; Olszewska et al., 2014) и, по-видимому, характерна для большинства представителей этой жизненной формы в Беларуси (Tsurukau et al., 2016b, 2016c, 2016d, 2016e). Открытые местообитания предпочитают лишь единичные виды, например, *Lepraria rigidula* (B. de Lesd.) Tønsberg (Kukwa, 2006; Tsurukau et al., 2016d). По-видимому, приуроченность лишайников с лепрозным типом таллома к закрытым от солнечного освещения, хорошо увлажненным микронишам (сформированные мезофитные лесные сообщества, трещины в коре деревьев, углубления в почве, затененные, обычно покрытые мхом участки каменистого субстрата) связана с отсутствием корового слоя, выполняющего фотопротекторную функцию (Büdel, Scheidegger, 2008).

Группа 2.1.3. Гониоцистные. Характеризуются нестратифицированным талломом, состоящим из дискретных, более или менее шаровидных гранул, представляющих собой группы клеток фотобионта, окруженных грибными гифами (некоторые представители родов *Bacidina* Vězda, *Micarea* Fr., *Placynthiella* Elenkin, *Vezdaea* Tsch.-Woess et Poelt и др.).

Поскольку в талломах лишайников с гониоцистным талломом доля водорослевых клеток по

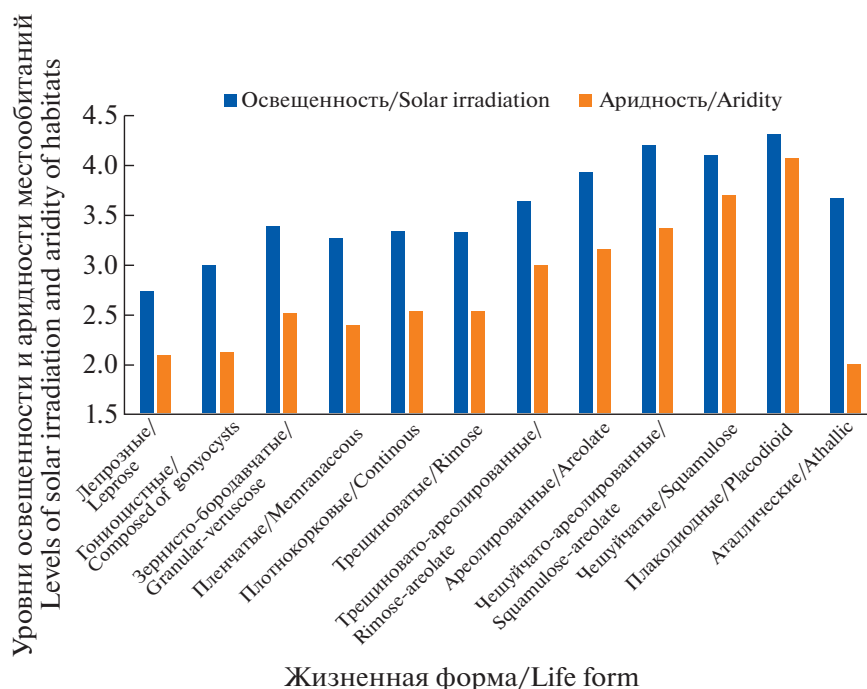


Рис. 1. Приуроченность накипных жизненных форм лишайников к местообитаниям различного уровня освещенности и аридности.

Fig. 1. The association of crustose lichen life forms with habitats of different levels of solar irradiation and aridity.

отношению к грибному компоненту достаточно велика, а также ввиду отсутствия развитого корового слоя, большинство видов приурочено к хорошо увлажненным местообитаниям. Некоторые виды (*Micarea prasina* Fr. s. str.) предпочитают разлагающуюся древесину в сомкнутых лесных сообществах (Launis et al., 2019), другие (*Placynthiella dasaea* (Stirt.) Tønsberg) часто встречаются между дерновинок мхов или чешуек первичного слоевища представителей рода *Cladonia* Hill ex P. Browne, долго удерживающих влагу. Отдельные представители являются эфемерными лишайниками (*Thelidium zwackhii* (Hepp) A. Massal.), заселяющими возникающие ненадолго микроныши в достаточно увлажненной почве по берегам ручьев или обочинам дорог (Orange, 2009).

Группа 2.1.4. Зернисто-бородавчатые. Характеризуются стратифицированным талломом, состоящим из дискретных зернистых или бородавчатых элементов, покрытых коровым слоем (многие представители родов *Bacidia* De Not., *Calicium* Pers., *Candelariella* Müll. Arg., *Chaenotheca* (Th. Fr.) Th. Fr., *Trapeliopsis* Hertel et Goth. Schneid. и др.).

Виды с зернисто-бородавчатым талломом представляют собой экологически гетерогенную группу и заселяют любые виды доступных субстратов, часто проявляя широкую экологическую пластичность. Отдельные таксоны (*Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Cyphelium notarisii* (Tul.

Blomb. et Forssell, *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch и др.) предпочитают местообитания с явно выраженными ксерическими чертами, в то время как другие виды являются обитателями сомкнутых мезофитных лесных сообществ с постоянно влажным климатом (*Catillaria croatica* Zahlbr., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Lichenomphalia umbellifera* (L.: Fr.) Redhead, Lutzoni, Monclavo et Vilgalys и др.). Зернисто-бородавчатые лишайники широко представлены во всех типах растительных сообществ республики, обычны в городских и пригородных территориях, нередко колонизируют субстраты антропогенного происхождения (Tsygukau, 2013).

Группа 2.1.5. Пленчатые. Характеризуются нестратифицированным талломом, имеющим в увлажненном состоянии вид цельной слизистой пленки и тонкой слабо заметной корочки в сухом (*Absconditella lignicola* Vězda et Pišút, *Jamesiella anastomosans* (P. James et Vězda) Lücking, Sérus. et Vězda, *Steinia geophana* (Nyl.) Stein, *Thrombium epigaeum* (Pers.) Wallr. и др.).

Лишайники с пленчатым талломом встречаются в хорошо увлажненных, нередко заболоченных местообитаниях (Bely, 2012). Некоторые виды (*Steinia geophana*, *Sarcosagium campestre* (Fr.) Poetsch et Schied.) являются эфемерными видами, развивающимися в подходящих микронышах (расщелины в почве, разлагающиеся мхи) в осенний период. Ввиду особенностей их экологии эти

виды лишайников редко собираются коллекторами и потому считаются редкими в большинстве стран Европы (Motiejūnaitė, 2006).

Группа 2.1.6. Плотнокорковые. Характеризуются стратифицированным цельным талломом (некоторые представители родов *Arthonia* Ach., *Lecanora* Ach., *Opographa* Ach. s. l., *Pyrenula* Ach. и др.).

Лишайники с плотнокорковым талломом являются типичными лесными таксонами, произрастающими преимущественно на коре хвойных и лиственных деревьев, часто доминируя над другими таксонами на стволах и ветвях древесных пород и кустарников с гладкой корой (*Graphis scripta* (L.) Ach., *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. и нек. др.). Некоторые виды (*Arthonia fuliginosa* (Schaer.) Flot., *Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot., *Zwackhia viridis* (Ach.) Poetsch et Schied. и др.) приурочены к малонарушенным лесным сообществам и потому являются редкими на территории республики. Очень немногие представители плотнокорковых лишайников (например, *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén et Søchting s. l., *Arthrosporum populorum* A. Massal., *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach.) встречаются на антропогенно нарушенных территориях и в других местообитаниях с относительно сухим микроклиматом.

Группа 2.1.7. Трещиноватые. Характеризуются стратифицированным талломом, пересеченным достаточно глубокими трещинами (достигающими сердцевинного слоя), не разделяющими его на обособленные элементы (ареолы) (некоторые представители родов *Lecidella* Körb., *Lepora* Scop., *Ochrolechia* A. Massal., *Pertusaria* DC.).

Появление глубоких трещин в талломе можно расценивать как первый шаг в адаптации лишайников к существованию в засушливых условиях. Несмотря на то, что некоторые лишайники этой группы отдают предпочтение мезофитным условиям (*Lepora multipuncta* (Turner) Hafellner, *L. ophthalmiza* (Nyl.) Hafellner, *Ochrolechia alboflavescens* (Wulfen) Zahlbr.), большинство представителей с трещиноватым типом таллома обладает широкой экологической пластичностью и встречается в различных местообитаниях: естественных лесных сообществах, придорожных посадках, городских территориях (*Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., *Buellia griseovirens* (Turner et Borrer ex Sm.) Almb., *Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy, *L. euphorea* (Flörke) Hertel, *Rinodina exigua* (Ach.) Gray, *Verrucaria muralis* Ach. и др.). Некоторые лишайники этой группы, являясь эпифитными видами, отдают предпочтение достаточно сухим местообитаниям, выбирая хорошо освещаемые стороны стволов часто одиночно стоящих деревьев (*Cliostomum griffithii* (Sm.) Coppins, *Lecidella flavosorediata* (Vezda) Hertel et Leuckert, *Pertusaria coronata* (Ach.) Th. Fr., *P. flavida*

(DC.) J.R. Laundon и др.). Однако, лишайники с трещиноватым талломом не приурочены к типичным ксерическим условиям, уступая такие местообитания накипным видам с большей степенью расчлененности таллома (трещиновато-ареолированные, ареолированные) и/или более сложным уровнем морфологической организации слоевища (чешуйчато-ареолированные, чешуйчатые, плакодиоидные). В частности, многие эпилитные виды этой группы (например, *Lecania hutchinsiae* (Nyl.) A.L. Sm., *Lecidella anomaloides* (A. Massal.) Hertel et H. Kiliass, *Verrucaria aethiobola* Wahlenb., *Verrucaria praetermissa* (Trevis.) Anzi) предпочитают полностью или частично затененные субстраты, часто расположенные в непосредственной близости от водных объектов.

Группа 2.1.8. Трещиновато-ареолированные. Характеризуются талломом, пересеченным глубокими трещинами, разделяющими его на обособленные элементы (ареолы), находящиеся на общем гипоталломе и имеющие не покрытые коровым слоем края (некоторые представители родов *Brianaria* S. Ekman et M. Svensson, *Circinaria* Link, *Porpidia* Körb., *Rinodina* (Ach.) Gray и др.).

Дальнейшее расчленение трещиноватого таллома на отдельные ареолы представляется следующим шагом в адаптации лишайников к ксерофитным условиям произрастания. По-видимому, формирование ареол явилось вынужденным приспособлением к существованию лишайников в переменных температурных условиях, в частности к линейному тепловому расширению субстрата произрастания в дневное время и его сжатию при остывании ночью. Типичным субстратом многих трещиновато-ареолированных лишайников являются хорошо освещаемые и прогреваемые силикатные и карбонатные каменные породы. В частности, 27 видов, или 75% от общего числа известных в Беларуси лишайников с трещиновато-ареолированным типом таллома являются облигатными эпилитами. Как правило, это редкие лишайники, многие из которых известны из нескольких локалитетов на территории республики (*Bacidina inundata* (Fr.) Vězda, *Circinaria sphaerothallina* (J. Steiner) Sohrabi, *Porpidia soredizodes* (Lamy) J.R. Laundon, *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner, *Rinodina oxydata* (A. Massal.) A. Massal., *R. teichophila* (Nyl.) Arnold, *Varicellaria lactea* (L.) I. Schmitt et Lumbsch и др.). Некоторые лишайники менее специфичны в своей субстратной селективности (*Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant., *D. scruposus* (Schreb.) Norman и др.), однако, как и вышеуказанные виды, предпочитают хорошо прогреваемые и освещаемые местообитания.

Группа 2.1.9. Ареолированные. Характеризуются талломом, состоящим из обособленных ареол, находящихся на общем гипоталломе и имеющих

покрытые коровым слоем края (некоторые представители рода *Rhizocarpon* Ramond ex DC., *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach., *Lecidella carpathica* Körb., *Trapelia involuta* (Taylor) Hertel и др.).

Развитие корового слоя на краях ареол является результатом более высокой степени приспособленности лишайников к существованию на каменистом субстрате в переменных температурных условиях. Все лишайники Беларуси с ареолированным талломом являются облигатными эпилитными видами. Как и трещиновато-ареолированные виды, это редко встречающиеся в Беларуси лишайники, что связано, в первую очередь, с небольшой концентрацией валунного материала ледникового происхождения на значительной части территории страны (Golubkov, 1992, 1996; Tsurukau et al., 2018b).

Группа 2.1.10. Чешуйчато-ареолированные. Характеризуются талломом, состоящим из обособленных ареол (чешуек), прикрепленным к субстрату сужающимся основанием (вентрально) (некоторые виды рода *Acarospora* A. Massal., *Buellia badia* (Fr.) A. Massal., *Caeruleum heppii* (Nägeli ex Körb.) K. Knudsen et L. Arcadia и др.).

Появление края чешуек, обособленного от субстрата и покрытого коровым слоем, можно рассматривать в качестве важного шага в эволюции морфотипов лишайников, направленной на постепенный отрыв слоевища от субстрата произрастания (Elenkin, 1975; Golubkova, Vyazrov, 1989) и формирование слоевищ более сложной анатомической структуры. Лишайники Беларуси с чешуйчато-ареолированным талломом произрастают на карбонатных, реже силикатных каменистых субстратах, единичные виды (*Catapyrenium cinereum* (Pers.) Körb., *Endocarpon pusillum* Hedw., *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss) колонизируют карбонатные хорошо прогреваемые почвы.

Группа 2.1.11. Чешуйчатые. Характеризуются талломом, состоящим из обособленных чешуек, прикрепленных к субстрату латерально (боковой стороной) (*Carbonicola anthracophila* (Nyl.) Bendiksby et Timdal, *C. myrmecina* (Ach.) Bendiksby et Timdal, *Hypocenomyce scalaris* (Ach. ex Lilj.) M. Choisy, *Polycauliona ucrainica* (S.Y. Kondr.) Frödén, Arup et Söchting, *Xanthomendoza fulva* (Hoffm.) Söchting, Kärnefelt et S.Y. Kondr., *Xylopsora friesii* (Ach.) Bendiksby et Timdal).

Чешуйчатые формы лишайников характеризуются гораздо большей степенью разобщения с субстратом произрастания по сравнению с чешуйчато-ареолированными за счет смещения области прикрепления с центрального на боковой части таллома и одновременного уменьшения площади контакта. Вероятно, такая организация слоевища сформировалась в результате адаптации к произрастанию на вертикальных поверхно-

стях (кора деревьев). Прикрепление чешуйки боковой стороной способствует сохранению ей горизонтальной ориентации в пространстве для более эффективного осуществления процесса фотосинтеза водорослевыми клетками. Все чешуйчатые виды лишайников Беларуси являются эпифитными видами, иногда заселяющими голую древесину. Некоторые лишайники (*Polycauliona ucrainica*, *Xanthomendoza fulva*) приурочены к антропогенным ландшафтам.

Группа 2.1.12. Плакодиоидные. Характеризуются талломом, имеющим трещиновато-ареолированную или ареолированную структуру в центральной части и лопастную по периферии (виды рода *Calogaya* Arup, Frödén et Söchting, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Dufourea ligulata* (Körb.) Frödén, Arup et Söchting, *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *Variospora aurantia* (Pers.) Arup, Söchting et Frödén).

По-видимому, развитие плакодиоидных талломов явилось результатом другого направления эволюции лишайников с ареолированными слоевищами, когда усложнение морфологической и анатомической структуры произошло не по краям каждой отдельной ареолы (путь развития ареолированные → чешуйчато-ареолированные → чешуйчатые), а по краям всего слоевища как единого целого. Вероятно, это направление эволюции явилось одним из магистральных путей развития лишайников на пути к формированию листоватых биоморф в результате развития нижнего корового слоя. Эта тенденция четко прослеживается в ряду некоторых представителей семейства Teloschistaceae Zahlbr.: *Calogaya pusilla* (A. Massal.) Arup, Frödén et Söchting (накипной плакодиоидный таллом без нижнего корового слоя, прикрепляющийся к субстрату нижней поверхностью) → *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt (листоватый таллом с нижним коровым слоем, прикрепляющийся к субстрату большей частью нижней поверхности) → *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (листоватый таллом с нижним коровым слоем, прикрепляющийся к субстрату отдельными участками нижней поверхности).

Плакодиоидные лишайники Беларуси являются ксерофитными эпилитными видами, заселяя в том числе бетонные и кирпичные постройки в крупных городах (*Calogaya decipiens* (Arnold) Arup, Frödén et Söchting, *C. pusilla*), часто доминируя в этих условиях над другими эпилитными видами.

Класс 2.2. Листоватые. Включает представителей с дорсовентральным строением таллома, прикрепленных к субстрату специальными органами прикрепления (гомфом, ризоидами, ризинами, гаптерами) или, реже, отдельными участками нижнего корового слоя.

Н.С. Голубкова выделила 3 класса плагиотропных лишайников — накипные, умбиликатные и листоватые (листовые) (Golubkova, 1983). Класс умбиликатных, в свою очередь, был разделен на 2 группы — умбиликатно-накипных и умбиликатно-листоватых жизненных форм. В Беларуси встречаются только представители с умбиликатно-листоватым типом таллома (виды родов *Dermatocarpon* Eschw. и *Umbilicaria* Hoffm.). Согласно данным анатомии, представители этих родов имеют идентичную со всеми остальными листоватыми лишайниками структуру (Krzewicka, 2004; Kummerová et al., 2006; Sonina et al., 2017) и их единственным отличием является наличие специфического органа прикрепления — гомфа. В представленной системе класс умбиликатных жизненных форм не выделяется и “умбиликатно-листоватые” виды рассматриваются в ранге группы умбиликатных класса листоватых лишайников, поскольку, на наш взгляд, наличие лишь специфического органа прикрепления при схожести всех остальных морфологических и анатомических признаков с таковыми класса листоватых лишайников недостаточно для выделения отдельной единицы высокого ранга.

Класс листоватых биоморф изначально был разделен на три группы: широколопастных ризоидальных, рассеченнолопастных ризоидальных и вздутолопастных неризоидальных жизненных форм (Golubkova, 1983). Такой подход не позволяет отразить все разнообразие морфологической структуры листоватых слоевищ и более четко обозначить экологические адаптации видов лишайников. Первые предложения по доработке системы листоватых жизненных форм были сделаны С.А. Пристяжнюком (Pristyazhnyuk, 1996a) (тем не менее, некоторые нововведения были подвергнуты критике (Muchnik, 2015)).

Одной из проблем вышеназванных систем является неопределенность понятий “широколопастные” и “узколопастные”, или “мелколопастные”. Например, согласно (Golubkova, 1983), представителями широколопастных ризоидальных лишайников являются виды родов *Peltigera* Willd., *Lobaria* (Schreb.) Hoffm. и *Nephroma* Ach., а к рассеченнолопастным ризоидальным относится род *Cetrelia* W.L. Culb. et C.F. Culb. Однако, ширина лопастей видов *Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon, *P. neckeri* Hepp ex Müll. Arg., *P. pononjensis* Gyeln. и *P. rufescens* (Weiss) Humb. обычно не превышает 1 см (Vitikainen, 2007), в то время как ширина лопастей *Cetrelia cetrarioides* (Delise) W.L. Culb. et C.F. Culb., *C. monachorum* (Zahlbr.) W.L. Culb. et C.F. Culb. и *C. olivetorum* (Nyl.) W.L. Culb. et C.F. Culb. часто достигает 2 см (Bely et al., 2014b). Несколько иной подход к разграничению биоморф листоватых лишайников высказывается итальянскими лишайниками. Согласно (Nimis, Martellos, 2017), большинство пармелиоидных

лишайников являются широколопастными, в то время как к узколопастным относятся фисциоидные и ксанториоидные лишайники.

Еще одной особенностью исходной системы биоморф является упоминание органов прикрепления талломов в названии групп. Например, лишайник *Xanthoria parietina* нельзя отнести ни к одной из групп системы Н.С. Голубковой, поскольку он является рассеченнолопастным неризоидальным.

В связи с вышеперечисленным, для наиболее полного охвата всех типов листоватых слоевищ лесной зоны (на примере Республики Беларусь) предлагается введение следующих групп.

Группа 2.2.1. Умбиликатные. Характеризуются моно-, реже полифильным талломом, прикрепленным к субстрату произрастания гомфом (*Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann., *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg.).

Представители умбиликатных жизненных форм являются исключительно эпилитными ксерофитными видами (Golubkova, 1983). В Беларуси это крайне редкие лишайники, занесенные в Красную книгу (Krasnaya..., 2015).

Возможно, развитие умбиликатных жизненных форм связано с эволюцией ксерофитных эпилитных представителей с чешуйчато-ареолированным талломом, когда дальнейшее сужение основания чешуйки привело к формированию гомфа, а верхняя (плоская) поверхность увеличилась в размерах. В пользу этого предположения свидетельствует филогенетическая близость многих родов с чешуйчато-ареолированными представителями и умбиликатных лишайников (роды *Catapyrenium* Flot., *Endocarpon* Hedw., *Placidium* A. Massal. и *Dermatocarpon* относятся к семейству Verrucariaceae Zenker).

Группа 2.2.2. Широколопастные. Характеризуются талломом с широкими, достигающими в ширину 10 мм и более, лопастями (представители родов *Cetrelia*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Parmotrema* A. Massal., *Peltigera*, *Punctelia* Krog и др.).

Большинство широколопастных видов приурочены к старовозрастным лесам и встречаются на комлях и стволах старовозрастных деревьев, часто среди или поверх мхов, что положительно влияет на влагообеспеченность талломов (Bely et al., 2014a; Tsurukau et al., 2015). Эти виды обычно произрастают в пределах особо охраняемых природных территорий (Березинский биосферный заповедник, национальные парки “Беловежская пуща”, “Припятский”) и являются индикаторами старовозрастных лесов. Следует также отметить, что более половины широколопастных лишайников (18 видов, или 56% от числа видов группы) занесены в Красную книгу Республики Беларусь (I–IV категории, черный список, категория LC) или рекомендованы для включения в

следующее ее издание (*Cetrelia monachorum*, *C. olivetorum*, *Parmotrema perlatum* (Huds.) M. Choisy, *Punctelia jeckeri* (Roum.) Kalb) (Krasnaya... 2015; Bely et al., 2014a; Tsurukau et al., 2015; Golubkov et al., 2017). Лишь немногие виды широколопастных лишайников являются распространенными в Беларуси. К таким видам можно отнести *Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon, *P. canina* (L.) Willd., *P. praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf, *P. rufescens* (Weiss) Humb., *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb. Однако следует отметить, что в южной части страны последний является достаточно редким видом и, учитывая современные тенденции климатических изменений и динамики видового состава лишайнобиоты (Bertosh et al., 2014; Khomich et al., 2018; Tsurukau, 2019), этот бореальный лишайник является потенциально уязвимым.

Группа 2.2.3. Среднешироколопастные. Характеризуются талломом с лопастями средней ширины, обычно около 4–5 мм, редко шире, но не превышающими 10 мм (некоторые представители родов *Melanelixia* O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch, *Melanohalea* O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch, *Nephromopsis* Müll. Arg., *Parmelia* Ach., *Parmelina* Hale, *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale и др.).

Большинство видов этой группы является распространенными лесными таксонами, предпочитающими мезофитные условия. Некоторые виды приурочены к переувлажненным местообитаниям и известны преимущественно из малонарушенных лесных сообществ (*Hypotrachyna afrorevoluta* (Krog et Swinscow) Krog et Swinscow, *H. revoluta* (Flörke) Hale). Единичные виды обитают на силикатных горных породах и предпочитают хорошо освещаемые ксерофильные условия произрастания (*Xanthoparmelia conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale, *X. pulla* (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. et Lumbsch и другие представители этого рода).

Группа 2.2.4. Узколопастные. Характеризуются талломом с узкими лопастями, обычно 1–2 мм, реже шире, но не превышающими 3 мм (представители родов *Candelaria* A. Massal., *Parmeliopsis* (Nyl.) Nyl., *Phaeophyscia* Moberg, *Physcia* (Schreb.) Michaux, *Physconia* Poelt, *Scytinium* (Ach.) Gray, *Xanthomendoza* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. и др.).

Большинство узколопастных лишайников приурочено к достаточно засушливым местообитаниям, одиночным деревьям, городским и урбанизированным промышленным территориям. Такие виды, как *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier, *P. dubia* (Hoffm.) Lettau, *P. stellaris* (L.) Nyl., *P. tenella* (Scop.) DC., *Polycauliona polycarpa* (Hoffm.) Frödén, Arup, et Søchting, *Xanthoria parietina* составляют основное ядро лишайнобиоты крупных

городов (Tsurukau, 2013). Некоторые лишайники (*Xanthomendoza coppinsii* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *X. huculica* (S.Y. Kondr.) Diederich, *X. ulophyllodes* (Räsänen) Søchting, Kärnefelt et S.Y. Kondr.) встречаются исключительно на территории населенных пунктов, произрастая в парковых насаждениях или вдоль основных автомагистралей (Tsurukau, Kondratyuk, 2011; Tsurukau, 2013; Yatsyna, Kondratyuk, 2013; Golubkov, 2013). Узколопастные представители семейства Parmeliaceae Zenker произрастают преимущественно в светлых сосновых лесах (*Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach., *Imshaugia aleurites* (Ach.) S.F. Meyer, *Parmeliopsis ambigua* Nyl.) или заселяют типичные ксерические эпититные субстраты (*Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale, *Montanelia sorediata* (Ach.) Divakar, A. Crespo, Wedin et Essl.). Лишь немногие узколопастные лишайники приурочены к хорошо увлажненным затененным мезофитным условиям (*Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis., *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arnold).

Таким образом, в ряду широколопастные → → среднешироколопастные → узколопастные прослеживается плавное изменение экологической приуроченности видов лишайников. При сопоставлении максимальной ширины лопастей вида лишайника (согласно (Ahti et al., 1999, 2002, 2007, 2013; Nash et al., 2002, 2004, 2007; Smith et al., 2009; Thell, Moberg, 2011) с корректировкой на результаты собственных исследований) и степенью аридности его местообитаний (Nimis, Martellos, 2017) установлена четкая тенденция обратной связи между этими показателями (рис. 2). Данная тенденция подтверждает закономерности, установленные ранее для субарктических тундр (Pristyazhnyuk, 1996b): при увеличении сухости окружающей среды возрастает площадь контакта слоевища с воздушной средой за счет увеличения степени разветвленности и рассеченности таллома лишайника.

Группа 2.2.5. Вздутолопастные. Характеризуются талломом с узкими лопастями, имеющими воздушную полость внутри (виды рода *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl., *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal.

Согласно (Kotlov, 1995; Pristyazhnyuk, 1996a) формирование группы вздутолопастных лишайников произошло в результате отдельного эволюционного пути развития слоевища. Разрыхление сердцевинного слоя и образование полости в талломе лишайника привело к увеличению отношения фотосинтезирующей поверхности к объему таллома. Вздутолопастные виды являются мезофитными лесными таксонами, некоторые представители включены в Красную книгу Республики Беларусь со статусом NT (*Menegazzia terebrata*) и DD (*Hypogymnia farinacea* Zopf, *H. vittata* (Ach.) Parrique).

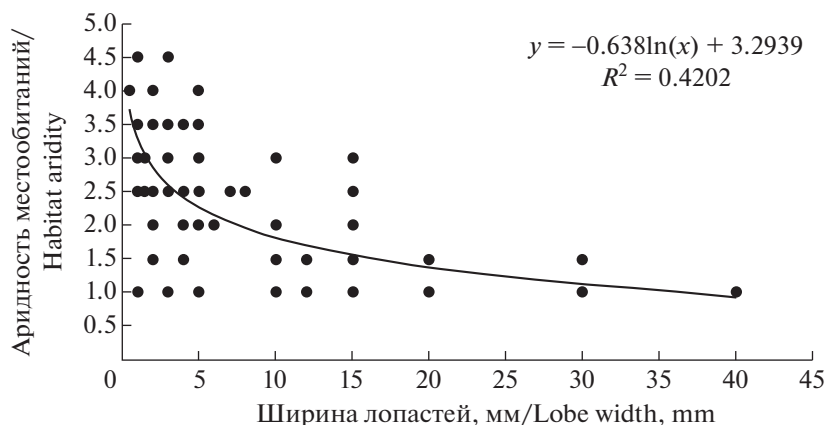


Рис. 2. Связь между шириной лопастей листоватых лишайников Беларуси и степенью аридности их местообитаний.
Fig. 2. Relation between lobe width of foliose lichens of Belarus and aridity level of their habitats.

Группа 2.2.6. Студенистые. Характеризуются гомеомерным талломом, имеющим в увлажненном состоянии вид студенистой листовидной массы, а в сухом виде становящимся очень тонким, хрупким (некоторые виды родов *Blennothalia* Trevis., *Collema* F.H. Wigg., *Enchylium* (Ach.) Gray, *Lathagrium* (Ach.) Gray, *Leptogium* (Ach.) Gray, *Scytinium* (Ach.) Gray).

Выделение студенистых (слизистых, желатинозных) жизненных форм является традиционным в лишенологии (Ahti et al., 2007; Smith et al., 2009; Tsurykau, Korchikov, 2018), хотя эта группа биоморф отсутствует в иерархических классификационных системах (Golubkova, 1983; Golubkova, Vyazgov, 1989; Pristyazhnyuk, 1996a). Студенистые жизненные формы, как и вздутолопастные, четко отличаются от остальных групп листоватых лишайников своим анатомическим строением и узкой экологической селективностью. Подобно пленчатым накипным лишайникам, студенистые виды Беларуси приурочены к переувлажненным мезофитным, часто заболоченным местообитаниям, обычно поселяясь на покрытых мхом субстратах. Более трети видов студенистых лишайников Беларуси являются охраняемыми видами со статусом EN (*Scytinium lichenoides* (L.) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin, *S. subtile* (Schrad.) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin) или DD (*Collema flaccidum* (Ach.) Ach., *Leptogium rivulare* (Ach.) Mont., *Leptogium cyanescens* (Rabn.) Körb., *Scytinium tenuissimum* (Dickson) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin). Помимо упомянутых видов, произрастание *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl. было подтверждено (Yatsyna, 2017) спустя почти 100 лет после его последнего упоминания для территории республики (Błoński, 1889; Kreyer, 1913; Bachmann, Bachmann, 1920; Savicz, Savicz, 1924; Savicz, 1925). Среди всех студенистых лишайников, только *Enchylium bachmanianum* (Fink) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin и *E. tenax* (Sw.) Gray встречаются в открытых хорошо про-

греваемых местообитаниях, часто произрастая на городских территориях.

ТИП 3. Плагиио-ортоотропные. Представлены талломом, состоящим из горизонтальной (чешуйчатой или бугорчатой) и вертикально ориентированной в виде подцеилов или псевдоподцеилов частей.

Класс 3.1. Бородавчато- и чешуйчато-кустистые. Включает представителей с нередко исчезающим распростертым по субстрату плагииотропным накипным (зернисто-бородавчатым или чешуйчатым) и растущим перпендикулярно субстрату ортоотропным кустистым слоевищем (подцеилями или псевдоподцеилями).

Традиционно класс подразделялся на группы шило- или сцифовидных, а также кустисто-разветвленных жизненных форм (Golubkova, 1983), однако позднее было предложено выделение четырех более дробных групп (Himelbrant, Kuznetsova, 2014; Muchnik, 2015), которые и приняты в настоящей классификационной системе.

Группа 3.1.1. Шиловидные. Характеризуются неразветвленными или слаборазветвленными подцеилями с заостренными окончаниями (*Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. rei* Schaer., *C. subulata* (L.) Weber ex F.H. Wigg. и др.).

Представители являются преимущественно мезофитными лесными таксонами. Некоторые лишайники приурочены к старовозрастным лесам, заселяя древесину или покрытые мхом субстраты (*Cladonia cyanipes* (Sommerf.) Nyl., *C. norvegica* Tønsberg et Holien, *C. parasitica* (Hoffm.) Hoffm.), однако большинство видов достаточно индифферентны к влажности и уровню освещенности и произрастают на опушках лесов и в открытых биотопах на сухой песчаной почве (*Cladonia glauca* Flörke, *C. rei*, *C. subulata*).

Группа 3.1.2. Палочковидные. Характеризуются неразветвленными или слабоветвленными подециями с притупленными окончаниями (*Cladonia botrytes* (Hag.) Willd., *C. cariosa* (Ach.) Spreng., *C. floerkeana* (Fr.) Flörke, *C. macilenta* Hoffm., *Pycnothelia papillaria* Dufour и др.).

За исключением *Cladonia incrassata* Flörke, встречающейся исключительно в болотистых местообитаниях, все виды этой группы не требуются к степени увлажнения среды обитания и встречаются как в лесных ценозах, так и на открытой местности.

Группа 3.1.3. Сцифовидные. Характеризуются неразветвленными или слабоветвленными подециями с воронковидными окончаниями (*Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer., *C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer. и др.).

Являясь преимущественно мезофитными видами, многие представители этой группы, тем не менее, предпочитают хорошо освещенные местообитания (*Cladonia conista* (Nyl.) Robbins, *C. cryptochlorophaea* Asahina, *C. merochlorophaea* Asahina, *C. monomorpha* Aptroot, Sipman et van Herk, *C. novochlorophaea* (Sipman) Brodo et Ahti и др.). Некоторые виды (*Cladonia grayi* G. Merr. ex Sandst.) проявляют очень широкую экологическую пластичность, одинаково часто встречаясь как в постоянно заболоченной местности, так и в сухих лишайниковых основных формациях (Tsurukau, Golubkov, 2015).

Группа 3.1.4. Кустисто-разветвленные. Характеризуются слабо- или сильноветвленными подециями (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. rangiformis* Hoffm., *C. uncialis* (L.) F.H. Wigg., виды рода *Stereocaulon* Hoffm. и др.).

Большинство этих лесных видов предпочитают хорошо освещенные местообитания, встречаясь на полянах и опушках обычно сосновых светлых лесов, часто создавая сплошной лишайниковый покров на лесных песчаных дюнах (Gorbach, Kobzar, 1984). Некоторые виды (*Cladonia portentosa* (Dufour) Coem., *C. stygia* (Fr.) Ruoss) требовательны к влажности и произрастают в заболоченных открытых местообитаниях.

Таким образом, несмотря на то что большая часть бородавчато- и чешуйчато-кустистых лишайников является мезофитными лесными видами, и представители разных групп заселяют схожие по степени аридности местообитания (2.70–2.88 согласно (Nimis, Martellos, 2017)), в ряду шиловидные → палочковидные → сцифовидные → кустисто-разветвленные прослеживается тенденция изменения экологической селективности видов в пользу предпочтения ими хорошо освещенных мест произрастания (рис. 3). Данная тенденция хорошо согласуется с положением о роли

света как основного стимула биоморфологической эволюции лишайников (Golubkova, Vyazrov, 1989; Kotlov, 1995; Muchnik, 2015). Как уже отмечалось ранее (Pristyazhnyuk, 1996б), формирование обильно разветвленных талломов способствует созданию особого микроклимата внутри лишайниковой дерновинки с целью снижения скорости испарения влаги с поверхности таллома и более эффективного осуществления процесса фотосинтеза фотобионтом.

ТИП 4. Ортогруппные. Слоевище ориентировано по отношению к субстрату вертикально.

Класс 4.1. Листоватые. Включает представителей с дорсовентральным строением таллома, имеющим один (дорсальный) водорослевый слой.

Группа 4.1.1. Субфрутикозные. Характеризуются талломом с очень узкими (до 0.3 мм) лопастями, образующим дерновинки небольшого размера, обычно до 1 см в диаметре (*Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, *Polyscauliona candelaria* (L.) Frödén, Arup et Söchting).

Субфрутикозные лишайники приурочены к засушливым, часто нитрофильным местообитаниям и являются постоянным компонентом лишайнобиоты городов (Tsurukau, 2013).

Группа 4.1.2. Повисающие. Характеризуются талломом с разветвленными дорсовентральными лопастями, формирующими свисающее вдоль субстрата слоевище (*Evernia prunastri* (L.) Ach., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf).

Листоватые повисающие лишайники являются мезофитными лесными видами, произрастающими в хвойных, реже лиственных лесах.

Группа 4.1.3. Прямостоячие. Характеризуются талломом с разветвленными дорсовентральными лопастями, формирующими вертикально ориентированное относительно субстрата слоевище (*Cetraria ericetorum* Opiz, *C. islandica* (L.) Ach.).

Листоватые прямостоячие лишайники заселяют гораздо более сухие местообитания по сравнению с листоватыми повисающими лишайниками, в частности, песчаные почвы сухих типов сосновых лесов.

Класс 4.2. Кустистые. Включает представителей с лопастями радиальной структуры или реже уплощенными, но не дорсовентрального строения и в таком случае имеющими два водорослевых слоя.

Группа 4.2.1. Филаментозные. Характеризуются талломом, состоящим из очень тонких, нитевидных элементов, представляющих собой нити фотобионта, окруженные гифами микобионта (*Reichlingia leopoldii* Diederich et Scheid.).

Единственный представитель группы филаментозных жизненных форм, *Reichlingia leopoldii*, приурочен к мезофитным условиям старых пар-

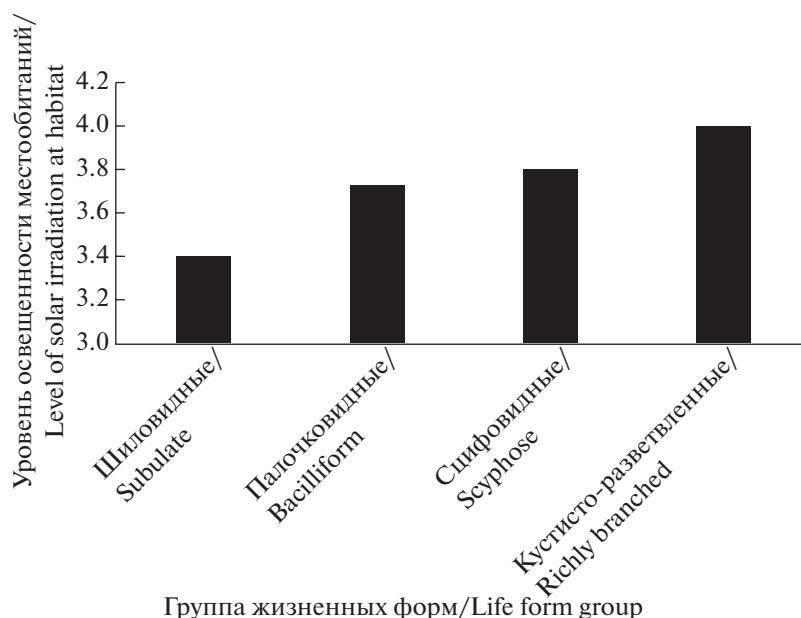


Рис. 3. Приуроченность жизненных форм бородавчато- и чешуйчато-кустистых лишайников к местообитаниям различного уровня освещенности.

Fig. 3. The association of verrucose- and squamulose-fruticose lichen life forms with habitats of different levels of solar irradiation.

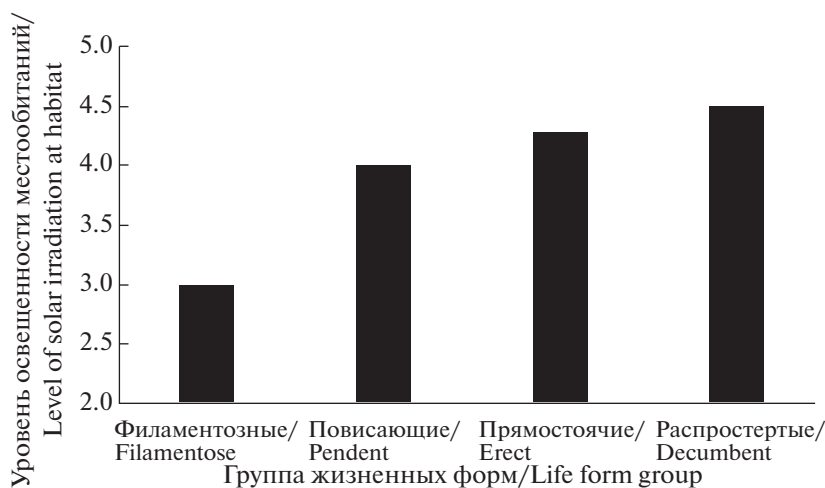


Рис. 4. Приуроченность жизненных форм кустистых лишайников к местообитаниям различного уровня освещенности.

Fig. 4. The association of fruticose lichen life forms with habitats of different levels of solar irradiation.

ков, встречаясь на коре старых лиственных деревьев (Motiejūnaitė, 2009; Yatsyna, 2014).

Группа 4.2.2. Повисающие. Характеризуются талломом с радиальными или плоскими, но не дорсовентральными лопастями, формирующими свисающее вдоль субстрата слоевище (некоторые представители родов *Bryoria* Brodo et D. Hawksw., *Evernia* Ach., *Ramalina* Ach., *Usnea* Dill. ex Adans.).

Все повисающие кустистые лишайники являются эпифитными мезофитными кустистыми таксонами. Многие виды произрастают в доста-

точно хорошо освещенных условиях, обильно встречаясь в парковых посадках, дубравах (*Evernia mesomorpha* Nyl., *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. fraxinea* (L.) Ach.), или заселяя верхние участки стволов деревьев (*Usnea barbata* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *U. dasopoga* (Ach.) Nyl.).

Группа 4.2.3. Прямостоячие. Характеризуются талломом с радиальными или плоскими, но не дорсовентрального строения лопастями, формирующими вертикально ориентированное относительно субстрата слоевище (*Bryoria furcellata* (Fr.)

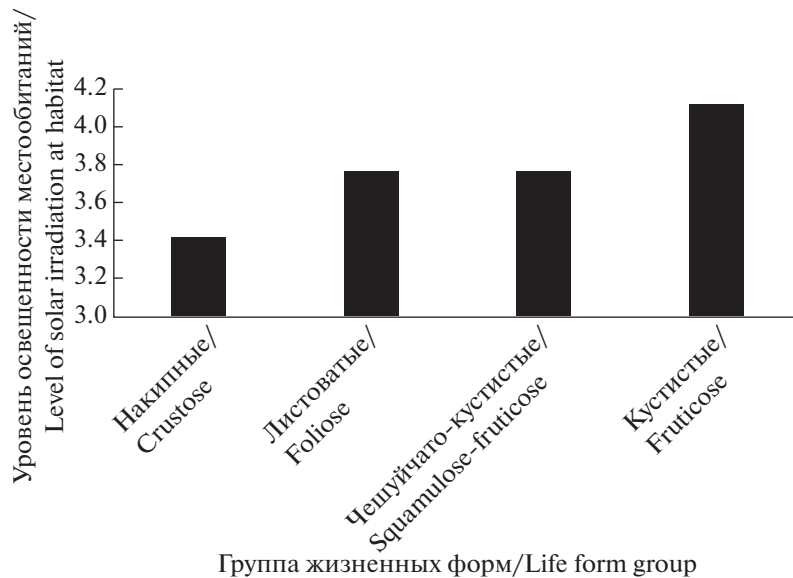


Рис. 5. Приуроченность представителей разных классов жизненных форм к местообитаниям различного уровня освещенности.

Fig. 5. The association of various classes of lichen life forms with habitats of different levels of solar irradiation.

Brodo et D. Hawksw., *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *C. muricata* (Ach.) Eckfeldt, большинство представителей родов *Ramalina* и *Usnea*).

Как и представители повисающих кустистых жизненных форм, прямостоячие эпифитные лишайники произрастают в хорошо увлажненных мезофитных лесных ценозах, однако оказываются более терпимыми к уровню инсоляции местообитаний (рис. 4). Исключением являются представители рода *Cetraria*, заселяющие ксерофитные песчаные склоны террас и золовых речных дюн (Golubkov, 1992).

Группа 4.2.4. Распростертые. Характеризуются талломом, состоящим из округлых или уплощенных лопастей, формирующих распростертое по субстрату слоевище (*Anaptychia ciliaris* (L.) K rb.).

Единственный представитель распростертых жизненных форм, встречающийся в Беларуси, произрастает в хорошо освещаемых условиях в лесных фитоценозах и старых парках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ряду групп каждого класса жизненных форм лишайников прослеживается 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 (рисунки 1–4). Более того, подобная тенденция может быть отмечена и для классов жизненных форм в целом (рис. 5) не-

смотря на то, что отдельные группы в пределах каждого класса обладают различной экологической приуроченностью.

На территории Республики Беларусь преобладают эвритопные виды лишайников (249; 42.7%), высока доля мезофитных лесных таксонов (244; 41.8%). Число лишайников, предпочитающих ксерофитные условия, относительно невелико (91; 15.5%). Они, как правило, приурочены к встречающимся достаточно редко каменистым субстратам ледникового происхождения или урбанизированным территориям. Такая структура лишенобиоты вполне закономерна для изучаемого региона, лесистость которого в настоящее время составляет 39.8% (Gosudarstvennyj... 2019).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую благодарность д.б.н., доценту Евгении Эдуардовне Мучник (Институт лесоведения РАН) и Dr. Arne Thell (Lund University) за неоценимую консультативную помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Athi T., J rgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., S chting U., Thor G. 1999. Nordic lichens flora. Vol. 1. Introductory parts. Calicioid lichens and fungi. Uddevalla. 94 p.
- Athi T., J rgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., S chting U., Thor G. 2002. Nordic lichens flora. Vol. 2. Physciaceae. Uddevalla. 115 p.

- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Söchting U., Thor G. 2007. Nordic lichens flora. Vol. 3. Cyanolichens. Uddevalla. 219 p.
- Athi T., Stenroos S., Moberg R. 2013. Nordic lichens flora. Vol. 4. Cladoniaceae. Göteborg. 117 p.
- Bachmann E., Bachmann F. 1920. Litauische Flechten. — Hedwigia. 61 (6): 308–342.
- Bely P. 2012. *Absconditella lignicola* (Stictidaceae) — lichen species new to Belarus. — Bot. Lith. 18 (2): 164–165. <https://doi.org/10.2478/v10279-012-0018-2>
- Bely P., Golubkov V., Tsurykau A., Sidorovich E. 2014a. The lichen genus *Cetrelia* in Belarus: distribution, ecology and conservation — Bot. Lith. 20 (2): 69–76. <https://doi.org/10.2478/botlit-2014-0010>
- [Bely et al.] Белый П.Н., Цуриков А.Г., Голубков В.В., Сидорович Е.А. 2014b. Новые данные о лишайниках рода *Cetrelia* (Lecanorales, Ascomycota) в Беларуси. — Доклады Национальной академии наук Беларуси. 58 (6): 83–88.
- [Bertosh et al.] Бертош Е., Русаков Д., Лукашевич Т. 2014. Национальный доклад: Уязвимость и адаптация к изменению климата в Беларуси. Минск. 45 с.
- Błoński F. 1889. Spis roślin zarodnikowych zebranych lub zanotowanych w lecie w r. 1888 w puszczech: Białowiejskiej, Świsłockiej i Ładzkiej. Pamiętnik fizy-jograficzny. 9: 63–101.
- Büdel B., Scheidegger C. 2008. Thallus morphology and anatomy. — In: Lichen Biology, 2nd ed. New York. P. 40–68. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.005>
- [Elenkin] Еленкин А.А. 1975. Понятие лишайник и лишайниковый симбиоз. — Новости сист. низш. раст. 12: 1–81.
- Frey E. 1923. Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. — Verb. Natf. Ges. Basel 35: 303–320.
- [Golubkov] Голубков В.В. 1992. Лишайники охраняемых природных территорий Беларуси (флористическая и эколого-географическая характеристика): Дис. ... канд. биол. наук. Минск. 503 с.
- [Golubkov] Голубков В.В. 1996. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на особенности распространения и разнообразия лишайников в Белорусском Поозерье. — В сб.: Тез. докл. регион. науч.-практ. конф. “Сохранение биологического разнообразия Белорусского Поозерья”. Витебск. С. 81–82.
- [Golubkov] Голубков В.В. 2013. Новые, редкие и малоизвестные таксоны лишайников, обнаруженные на территории Беларуси (краткое сообщение). — В сб.: Материалы IX междунар. науч.-практ. конф. “Актуальные проблемы экологии” Ч. 1. Гродно. С. 22–24.
- [Golubkov et al.] Голубков В.В., Белый П.Н., Цуриков А.Г. 2017. Ревизия и анализ лишайников рода *Punctelia* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) в Беларуси. — Ботаника (исследования). 76: 313–321.
- [Golubkova] Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. 281 с.
- [Golubkova, Vyazov] Голубкова Н.С., Бязров Л.Г. 1989. Жизненные формы лишайников и лихеносингузии. — Бот. журн. 74 (6): 794–805.
- [Gorbach, Kobzar] Горбач Н.В., Кобзарь Н.Н. 1984. Формирование напочвенного лишайникового покрова в сосняках лишайниковых Белоруссии. — В сб.: Тез. докл. VII конф. по спорovým растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 330–331.
- [Gosudarstvennyj...] Государственный лесной кадастр Республики Беларусь по состоянию на 01.01.2019. 2019. Минск. 62 с.
- Gueidan C., Villaseñor C.R., de Hoog G.S., Gorbushina A.A., Untereiner W.A., Lutzoni F. 2008. A rock-inhabiting ancestor for mutualistic and pathogen-rich fungal lineages. — Stud. Mycol. 61: 111–119. <https://doi.org/10.3114/sim.2008.61.11>
- Hawksworth D.L. 1988. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. — J. Linn. Soc. Bot. 96: 3–20. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb00623.x>
- [Himelbrant, Kuznetsova] Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2014. Таллом и репродуктивные структуры лишайников. — В кн.: Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М., СПб. С. 61–123.
- Honegger R. 1991. Fungal evolution: Symbioses and morphogenesis. — In: Symbiosis, a Source of Evolutionary Innovation. Cambridge. P. 319–340.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1981. Эволюция биоморф растений. М. 108 с.
- [Khomich et al.] Хомич В.С., Логинов В.Ф., Мельник В.И., Табальчук Т.Г., Семенченко В.П., Кулак А.В., Степанович И.М. 2018. Признаки остепенения южной части Беларуси. — В сб.: Материалы VIII междунар. симпозиума “Степи Северной Евразии”. Оренбург. С. 1051–1054.
- [Kotlov] Котлов Ю.В. 1995. О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников. — Бот. журн. 80 (3): 26–30.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 2015. Минск. 448 с.
- [Kreyer] Крейер Г.К. 1913. К флоре лишайников Могилевской губернии. Сборы 1908–1910 годов. — Труды Импер. Ботан. Сада. 31 (2): 263–440.
- Krzewicki B. 2004. The lichen genera *Lasallia* and *Umbilicaria* in the Polish Tatra Mts. — Pol. Bot. Stud. 17: 1–88.
- Kukwa M. 2006. The lichen genus *Lepraria* in Poland. — Lichenologist 38 (4): 293–305. <https://doi.org/10.1017/S0024282906005962>
- Kummerová M., Barták M., Dubová J., Triska J., Zubrová E., Zezulka S. 2006. Inhibitory effect of fluoranthene on photosynthetic processes in lichens detected by chlorophyll fluorescence. — Ecotoxicology. 15 (2): 121–131. <https://doi.org/10.1007/s10646-005-0037-1>
- Launis A., Malíček J., Svensson M., Tsurykau A., Sérusiaux E., Myllys L. 2019. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina*. — Mycologia. 111 (4): 574–592. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1603044>

- Lendemer J.C. 2011. A standardized morphological terminology and descriptive scheme for *Lepraria* (Stereocaulaceae). — *Lichenologist* 43: 379–399.
<https://doi.org/10.1017/S0024282911000326>
- Lutzoni F., Pagel M., Reeb V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. — *Nature*. 41: 937–940.
<https://doi.org/10.1038/35082053>
- [Макаревич] Макаревич М.Ф. 1977. Сем. Arthoniaceae. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые — Пилокарповые. Л. С. 279–290.
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2014. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. Уфа. 288 с.
- Motiejūnaitė J. 2006. Lichens of neglected habitats in eastern and eastern-central European lowlands. — *Acta Mycol.* 41 (1): 145–154.
<https://doi.org/10.5586/am.2006.018>
- Motiejūnaitė J. 2009. Lichens and allied fungi of two Regional Parks in Vilnius area (Lithuania). — *Acta Mycol.* 44 (2): 185–199.
<https://doi.org/10.5586/am.2009.017>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2015. Жизненные формы лишайников: взгляды, системы, эволюция. — В сб.: Материалы VII Всерос. микол. школы-конф. “Биотические связи грибов: мосты между царствами”. М. С. 173–186.
- Nash T.H.III, Gries C., Bungartz F. 2007. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 3. Tempe. 567 p.
- Nash T.H.III, Ryan B.D., Diederich P., Gries C., Bungartz F. 2004. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 2. Tempe. 742 p.
- Nash T.H.III, Ryan B.D., Gries C., Bungartz F. 2002. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 1. Tempe. 532 p.
- Nimis P.L., Martellos S. 2017. ITALIC – The Information System on Italian Lichens. Version 5.0.
<http://dryades.units.it/italic>.
- Olszewska S., Zwolicki A., Kukwa M. 2014. Chemistry and morphology of *Chrysothrix candelaris* in Poland, with notes on the taxonomy of *C. xanthina*. — *Mycotaxon* 128: 165–172.
<https://doi.org/10.5248/128.165>
- Orange A. 2009. *Thelidium* A. Massal. (1855). — In: The lichens of Great Britain and Ireland. London. P. 879–883.
- [Охнер] Окснер А.Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л. 283 с.
- [Pristyazhnyuk] Пристяжнюк С.А. 1996а. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм. — *Бот. журн.* 81 (3): 34–41.
- [Pristyazhnyuk] Пристяжнюк С.А. 1996б. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. II. Связь с экологическими факторами. — *Бот. журн.* 81 (4): 48–55.
- [Savicz] Савич В.П. 1925. Результаты лихенологических исследований 1923 года в Белоруссии. — *Зап. Инст. С. Х.* 4: 1–33.
- [Savicz, Savicz] Савич В.П., Савич Л.И. 1924. Краткий предварительный отчет об исследовании флоры мхов и лишайников Белоруссии летом 1923 г. — *Зап. Инст. С. Х.* 3: 57–72.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolesey P.A. 2009. The lichens of Great Britain and Ireland. London. 1046 p.
- Sonina A.V., Rumjantseva A.D., Tsunskaya A.A., Androsova, V.I. 2017. Adaptations of epilithic lichens to the microclimate conditions of the White Sea coast. — *Czech Polar Rep.* 7 (2): 133–143.
<https://doi.org/10.5817/CPR2017-2-13>
- Spribile T., Resl P., Ahti T., Pérez-Ortega S., Tønsberg T., Mayrhofer H., Lumbsch H.T. 2014. Molecular systematics of the wood-inhabiting, lichen-forming genus *Xylographa* (Baecomyetales, Ostropomycetidae) with eight new species. — *Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups.* 37: 1–87.
- Thell A., Moberg R. 2011. Nordic lichens flora. Vol. 4. Parmeliaceae. Göteborg. 184 p.
- [Tsurukau] Цуриков А.Г. 2013. Лишайники юго-востока Беларуси. Гомель. 276 с.
- Tsurukau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus. — *Opuscula Philolichenum.* 17: 374–479.
- [Tsurukau] Цуриков А.Г. 2019. Динамика географической структуры лихенобиоты Беларуси как индикатор современных биоклиматических условий. — *Бот. журн.* 104 (8): 1167–1188.
<https://doi.org/10.1134/S000681361908012X>
- Tsurukau A., Golubkov V. 2015. The lichens of the *Cladonia pyxidata-chlorophaea* complex in Belarus. — *Folia Cryptog. Estonica.* 52: 63–71.
<https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.08>
- [Tsurukau, Khramchankova] Цуриков А.Г., Храмченкова О.М. 2015. Лишайники сосновой формации Гомельского района: видовой состав и особенности распространения. — В сб.: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. “Геоботанические исследования естественных экосистем: проблемы и пути их решения”. Гомель. С. 159–163.
- [Tsurukau, Kondratyuk] Цуриков А.Г., Кондратюк С.Я. 2011. Новые для Беларуси виды лишайников семейства Teloschistaceae. — *Наука и инновации.* 100 (6): 72.
- [Tsurukau, Korchikov] Цуриков А.Г., Корчиков Е.С. 2018. Определитель лишайников Самарской области. Ч. 1. Листоватые, кустистые и слизистые виды. Самара. 128 с.
- Tsurukau A., Golubkov V., Bely P. 2015. The genera *Hypotrachyna*, *Parmotrema* and *Punctelia* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus. — *Herzogia.* 28 (2): 736–745.
<https://doi.org/10.13158/heia.28.2.2015.736>
- Tsurukau A., Golubkov V., Bely P. 2016a. The genus *Lepraria* (Stereocaulaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus. — *Folia Cryptog. Estonica.* 53: 43–50.
<https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.06>

- [Tsurukau et al.] Цуриков А.Г., Голубков В.В., Белый П.Н. 2016b. Ревизия лишайников рода *Lepraria* в Беларуси: *L. eburnea*, *L. ecorticata* и *L. vouauxii*. – Вестник БГУ. Сер. 2. 2: 55–59.
- [Tsurukau et al.] Цуриков А.Г., Голубков В.В., Белый П.Н. 2016c. Ревизия лишайников рода *Lepraria* в Беларуси: *L. elobata* и *L. finkii*. – Веснік ВДУ. 2: 22–27.
- [Tsurukau et al.] Цуриков А.Г., Голубков В.В., Белый П.Н. 2016d. Ревизия лишайников рода *Lepraria* в Беларуси: *Lepraria incana*. – Веснік ГрДУ імя Янкі Купалы. Серыя 5. 2: 133–140.
- [Tsurukau et al.] Цуриков А.Г., Голубков В.В., Белый П.Н. 2016e. Ревизия лишайников рода *Lepraria* в Беларуси: *L. jackii* и *L. rigidula*. – Веснік Магілёўскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя А.А. Куляшова. Серыя В. 1 (47): 91–97.
- Tsurukau A., Golubkov V., Bely P. 2018a. The lichen genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in Belarus. – Folia Cryptog. Estonica. 55: 125–132. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.13>
- [Tsurukau et al.] Цуриков А.Г., Голубков В.В., Белый П.Н. 2018b. Ревизия лишайников рода *Xanthoparmelia* Беларуси: *X. delisei* и *X. pulla*. – Журнал Белорусского государственного университета. Биология. 3: 21–27.
- Vitikainen O. 2007. Peltigeraceae. – In: Nordic lichens flora. Vol. 3. Cyanolichens. Uddevalla. P. 113–131.
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Lumbsch H.T., Liu J.K., Maharachchikumbura S.S.N., Ekanayaka A.H., Tian Q., Phookamsak R. 2018. Outline of Ascomycota: 2017. – Fungal Divers. 88: 167–263. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0394-8>
- Yatsyna A. 2014. Lichens from manor parks in Minsk region (Belarus). – Bot. Lith. 20 (2): 159–168. <https://doi.org/10.2478/botlit-2014-0016>
- [Yatsyna] Яцына А.П. 2017. Лихенобиота спелых еловых насаждений двух особо охраняемых природных территорий Витебской области. – Веснік ВДУ. 3: 74–79.
- [Yatsyna, Kondratyuk] Яцына А.П., Кондратюк С.Я. 2013. Новые данные о ксанториоидных лишайниках Беларуси. – Веснік МДПУ імя І. П. Шамякіна. 3: 29–33.
- Zukal H. 1891. Halflechten. – Flora (Regensburg). 74: 92–107.

LIFE FORMS OF LICHENS IN BELARUS

A. G. Tsurukau^{a,b,#}

^a Francisk Skorina Gomel State University Sovetskaya Str., 104, Gomel, 246019, Belarus

^b Samara National Research University Moskovskoye Hwy., 34, Samara, 443086, Russia

[#]e-mail: tsurykau@gmail.com

The article presents the system of life forms of lichens from forest communities of Belarus. It is based on the integration of the hierarchical system of life forms and morpho-anatomical approach. In total, 30 biomorph groups were distinguished, combined into 4 classes, 3 types, and 2 orders. Within each class, the groups of life forms show evolution which reflects the adaptation of lichens to more insolated and dry habitat conditions. A biomorphological analysis of lichen biota of Belarus was carried out using the proposed system. The predominance of eurytopic (42.7%) and mesophytic forest taxa (41.8%) was stated. The number of lichens that prefer xerophytic conditions is relatively small (15.5%).

Keywords: biomorph, adaptation, aridity, solar irradiation

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to DSc E.E. Muchnik (Institute of Forest Science RAS) and Dr. A. Thell (Lund University) for the valuable suggestions.

REFERENCES

- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Søchting U., Thor G. 1999. Nordic lichens flora. Vol. 1. Introductory parts. Calicioid lichens and fungi. Uddevalla. 94 p.
- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Søchting U., Thor G. 2002. Nordic lichens flora. Vol. 2. Physciaceae. Uddevalla. 115 p.
- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Søchting U., Thor G. 2007. Nordic lichens flora. Vol. 3. Cyanolichens. Uddevalla. 219 p.
- Athi T., Stenroos S., Moberg R. 2013. Nordic lichens flora. Vol. 4. Cladoniaceae. Göteborg. 117 p.
- Bachmann E. and Bachmann F. 1920. Litauische Flechten. – Hedwigia 61 (6): 308–342.
- Bely P. 2012. *Absoconditella lignicola* (Stictidaceae) – lichen species new to Belarus. – Bot. Lith. 18 (2): 164–165. <https://doi.org/10.2478/v10279-012-0018-2>
- Bely P., Golubkov V., Tsurukau A., Sidorovich E. 2014a. The lichen genus *Cetrelia* in Belarus: distribution, ecology and conservation – Bot. Lith. 20 (2): 69–76. <https://doi.org/10.2478/botlit-2014-0010>
- Bely P.N., Tsurukau A.G., Golubkov V.V., Sidorovich E.A. 2014b. New data on the lichen genus *Cetrelia* (Lecanorales, Ascomycota) in Belarus. – Doklady of the Na-

- tional Academy of Sciences of Belarus. 58 (6): 83–88 (In Russ.).
- Bertosh E., Rusakov D., Lukashevich T. 2014. Natsional'nyi doklad: Uyazvimost' i adaptatsiya k izmeneniyu klimata v Belarusi [National report: Vulnerability and adaptation to climate change in Belarus]. Minsk. 45 p. (In Russ.).
- Błoński F. 1889. Spis roślin zarodnikowych zebranych lub zanotowanych w lecie w r. 1888 w puszczech: Białowieskiej, Świsłockiej i Ładzkiej. Pamiętnik fizyograficzny. 9: 63–101.
- Büdel B., Scheidegger C. 2008. Thallus morphology and anatomy. – In: Lichen Biology, 2nd ed. New York. P. 40–68. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.005>
- Elenkin A.A. 1975. Quid est «Lichen» et «Lichensymbiosis»? – Novosti sistematiki nizshikh rastenii 12: 1–81 (In Russ.).
- Frey E. 1923. Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speziell in den Alpen. – Verb. Natf. Ges. Basel. 35: 303–320.
- Golubkov V.V. 1992. Lichainiki okhranyayemykh prirodnykh territorii Belarusi (floristicheskaya i ekologo-geograficheskaya kharakteristika) [Lichens of protected natural territories of Belarus (floristic and ecogeographical characteristic)]: Diss. ... Kand. Sci. Minsk. 503 p. (In Russ.).
- Golubkov V.V. 1996. Vliyaniye antropogennoi transformatsii landshaftov na osobennosti rasprostraneniya i raznoobraziya lishainikov v Belorusskom Poozer'e [Influence of anthropogenic transformation of landscapes on the distribution and diversity of lichens in the Belarusian Lakeland]. – In: Sokhraneniye biologicheskogo raznoobraziya Belorusskogo Poozerya. Abstracts of the regional conference. Vitebsk. P. 81–82 (In Russ.).
- Golubkov V.V. 2013. Novyye, redkiye i maloizvestnyye taksony lishainikov, obnaruzhennyye na territorii Belarusi (kratkoye soobshcheniye) [New, rare and little-known lichen taxa on the territory of Belarus (short report)]. – In: “Aktualnyye problemy ekologii” Materialy IX mezhdunarodnoi konferentsii. 1. Grodno. P. 22–24 (In Russ.).
- Golubkov V.V., Bely P.N., Tsurykau A.G. 2017. Revision and analysis of lichen of *Punctelia* genus (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus. – Botany (research). 76: 313–321 (In Russ.).
- Golubkova N.S. 1983. Analiz flory lishainikov Mongolii [Analysis of lichen flora of Mongolia]. Leningrad. 281 p. (In Russ.).
- Golubkova N.S., Byazrov L.G. 1989. Life forms of lichens and lichensynusia. – Botanicheskii zhurnal. 74 (6): 794–805 (In Russ.).
- Gorbach N.V., Kobzar N.N. 1984. Formirovaniye napochvennogo lishainikovogo pokrova v sosnyakakh lishainikovykh Belorussii [The formation of terricolous lichen cover in the lichen pine forests of Belarus]. – In: Tezisy dokladov VII konferentsii po sporovym rasteniyam Srednei Azii i Kazakhstana. Alma-Ata. P. 330–331 (In Russ.).
- Gosudarstvennyi lesnoi kadastr Respubliki Belarus po sostoyaniyu na 01.01.2019 [State forest cadastre of the Republic of Belarus as of 01.01.2019]. 2019. Minsk. 62 p. (In Russ.).
- Gueidan C., Villaseñor C.R., de Hoog G.S., Gorbushina A.A., Untereiner W.A., Lutzoni F. 2008. A rock-inhabiting ancestor for mutualistic and pathogen-rich fungal lineages. – Stud. Mycol. 61: 111–119. <https://doi.org/10.3114/sim.2008.61.11>
- Hawksworth D.L. 1988. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. – J. Linn. Soc. Bot. 96: 3–20. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb00623.x>
- Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S. 2014. Tallom i reproduktivnyye struktury lishainikov [Thallus and reproductive structures of lichens]. – In: The lichen flora of Russia: Biology, ecology, diversity, distribution and methods to study lichens. Moscow, St. Petersburg. P. 61–123 (In Russ.).
- Honegger R. 1991. Fungal evolution: Symbioses and morphogenesis. – In: Symbiosis, a Source of Evolutionary Innovation. Cambridge. P. 319 – 340.
- Khokhryakov A.P. 1981. Evolutsiya biomorph rastenii [Plant biomorph evolution]. Moscow. 108 p. (In Russ.).
- Khomich V.S., Loginov V.F., Melnik V.I., Tabalchuk T.G., Semenchenko V.P., Kulak A.V., Stepanovich I.M. 2018. Signs of steppe in the southern part of Belarus. – In: Steppes of Northern Eurasia. Proceedings of the 8th International Symposium. Orenburg. P. 1051–1054 (In Russ.).
- Kotlov Y.V. 1995. About modeling of evolution of main life forms of lichens. – Botanicheskii zhurnal. 80 (3): 26–30 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Belarus': Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ishcheznoveniya vidy dikoras-tushchikh rastenii [Red Book of the Republic of Belarus: Rare and endangered species of wild plants]. 2015. Minsk. 448 p. (In Russ.).
- Kreyer G.K. 1913. K flore lishainikov Mogilevskoi gubernii, Sborny 1908–1910 godov [To the lichen flora of the Mogilev gubernia. Collections from 1908–1910]. – Acta Horti Petropolitani. 31 (2): 263–440 (In Russ.).
- Krzewicka B. 2004. The lichen genera *Lasallia* and *Umbilicaria* in the Polish Tatra Mts. – Pol. Bot. Stud. 17: 1–88.
- Kukwa M. 2006. The lichen genus *Lepraria* in Poland. – Lichenologist 38 (4): 293–305. <https://doi.org/10.1017/S0024282906005962>
- Kummerová M., Barták M., Dubová J., Tríska J., Zubrová E., Zezulka S. 2006. Inhibitory effect of fluoranthene on photosynthetic processes in lichens detected by chlorophyll fluorescence. – Ecotoxicology 15 (2): 121–131. <https://doi.org/10.1007/s10646-005-0037-1>
- Launis A., Malíček J., Svensson M., Tsurykau A., Sérusiaux E., Myllys L. 2019. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina*. – Mycologia. 111 (4): 574–592. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1603044>
- Lendemer J.C. 2011. A standardized morphological terminology and descriptive scheme for *Lepraria* (Stereocaulaceae). – Lichenologist 43: 379–399. <https://doi.org/10.1017/S0024282911000326>

- Lutzoni F., Pagel M., Reeb V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. — *Nature*. 41: 937–940.
<https://doi.org/10.1038/35082053>
- Makarevicz M.F. 1977. Fam. Arthoniaceae. — In: Handbook of the lichens of the USSR. 4. Verrucariaceae — Pilocarpaceae. Leningrad. P. 279–290 (In Russ.).
- Mirkin B.M., Naumova L.G. 2014. Kratkii entsiklopedicheskii slovar nauki o rastitelnosti [A brief encyclopedic dictionary of vegetation science]. Ufa. 288 p. (In Russ.).
- Motiejūnaitė J. 2006. Lichens of neglected habitats in eastern and eastern-central European lowlands. — *Acta Mycol.* 41 (1): 145–154.
<https://doi.org/10.5586/am.2006.018>
- Motiejūnaitė J. 2009. Lichens and allied fungi of two Regional Parks in Vilnius area (Lithuania). — *Acta Mycol.* 44 (2): 185–199. <https://doi.org/10.5586/am.2009.017>
- Muchnik E.E. 2015. Zhiznennyye formy lishainikov: vzglyady, sistemy, evolutsiya [Lichen life forms: views, systems, evolution]. — In: Materualy VII Vserossiiskoi mikologicheskoi shkoly-konferentsii “Bioticheskiye svyazi gribov: mostly mezhdru tsarstvami”. Moscow. P. 173–186 (In Russ.).
- Nash T.H.III, Gries C., Bungartz F. 2007. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 3. Tempe. 567 p.
- Nash T.H.III, Ryan B.D., Diederich P., Gries C., Bungartz F. 2004. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 2. Tempe. 742 p.
- Nash T.H.III, Ryan B.D., Gries C., Bungartz F. 2002. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 1. Tempe. 532 p.
- Nimis P.L., Martellos S. 2017. ITALIC — The Information System on Italian Lichens. Version 5.0.
<http://dryades.units.it/italic>.
- Olszewska S., Zwolicki A., Kukwa M. 2014. Chemistry and morphology of *Chrysothrix candelaris* in Poland, with notes on the taxonomy of *C. xanthina*. — *Mycotaxon* 128: 165–172.
<https://doi.org/10.5248/128.165>
- Orange A. 2009. *Thelidium* A. Massal. (1855). — In: The lichens of Great Britain and Ireland. London. P. 879–883.
- Oxner A.N. 1974. Handbook of the lichens of the USSR. 2. Morphology, systematic and geographical distribution. Leningrad. 283 p. (In Russ.).
- Pristyazhnyuk S.A. 1996a. Lichen life-forms in Subarctic tundras of Yamal peninsula. I. Life-form system. — *Botanicheskii zhurnal*. 81 (3): 34–41 (In Russ.).
- Pristyazhnyuk S.A. 1996b. Lichen life-forms in Subarctic tundras of Yamal peninsula. II. Relations to ecological factors. — *Botanicheskii zhurnal*. 81 (4): 48–55 (In Russ.).
- Savicz V.P. 1925. Die Resultate lichenologischer Untersuchungen in Weissrussland, im Jahre 1923. — *Zap. Inst. S. Kh.* 4: 1–33 (In Russ.).
- Savicz V.P., Savicz L.I. 1924. Kurzer vorläufiger Bericht über die Erforschung der Moos und Flechtenflora Weissrusslands im Sommer 1923. — *Zap. Inst. S. Kh.* 3: 57–72 (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolseley P.A. 2009. The lichens of Great Britain and Ireland. London. 1046 p.
- Sonina A.V., Rumjantseva A.D., Tsunskaya A.A., Androsova V.I. 2017. Adaptations of epilithic lichens to the microclimate conditions of the White Sea coast. — *Czech Polar Rep.* 7 (2): 133–143.
<https://doi.org/10.5817/CPR2017-2-13>
- Spribile T., Resl P., Ahti T., Pérez-Ortega S., Tønsberg T., Mayrhofer H., Lumbsch H.T. 2014. Molecular systematics of the wood-inhabiting, lichen-forming genus *Xylographa* (Baecomyetales, Ostropomycetidae) with eight new species. — *Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups.* 37: 1–87.
- Thell A., Moberg R. 2011. Nordic lichens flora. Vol. 4. Parmeliaceae. Göteborg. 184 p.
- Tsurykau A.G. 2013. Lishainiki yugo-vostoka Belarusi [Lichen of the south-eastern Belarus]. Gomel. 276 p. (In Russ.).
- Tsurykau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus. — *Opuscula Philolichenum*. 17: 374–479.
- Tsurykau A.G. 2019. Dynamics of the geographic structure of lichen biota of Belarus as indicator of modern bioclimatic conditions. — *Botanicheskii zhurnal*. 104 (8): 1167–1188. (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S000681361908012X>
- Tsurykau A., Golubkov V. 2015. The lichens of the *Cladonia pyxidata-chlorophaea* complex in Belarus. — *Folia Cryptog. Estonica*. 52: 63–71.
<https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.08>
- Tsurykau A.G., Khramchankova V.M. 2015. Lishainiki sosnovoi formatsii Gomelskogo raiona: vidovoi sostav i osobennosti rasprostraneniya [Lichens of the pine formation of the Gomel region: species composition and distribution features]. — In: Materialy mezhdunarodnoi konferentsii “Geobotanicheskiye issledovaniya estestvennykh ekosistem: problemy i puti ikh resheniya”. Gomel. P. 159–163 (In Russ.).
- Tsurykau A.G., Kondratyuk S.Y. 2011. Novyye dlya Belarusi vidy lishainikov semeistva Teloschistaceae [New to Belarus lichens species from Teloschistaceae family]. — *Nauka i innovatsii*. 100 (6): 72 (In Russ.).
- Tsurykau A.G., Korchikov E.S. 2018. Opredelitel lishainikov Samarskoi oblasti. 1. Listovatyie, kustistyie i slizistyie vidy [Handbook of lichens of Samara region. 1. Foliose, fruticose and jelly species]. Samara. 128 p. (In Russ.).
- Tsurykau A., Golubkov V., Bely P. 2015. The genera *Hypotrachyna*, *Parmotrema* and *Punctelia* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus. — *Herzogia*. 28 (2): 736–745.
<https://doi.org/10.13158/heia.28.2.2015.736>
- Tsurykau A., Golubkov V., Bely P. 2016a. The genus *Leparia* (Stereocaulaceae, lichenized Ascomycota) in Belarus. — *Folia Cryptog. Estonica*. 53: 43–50.
<https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.06>

- Tsurykau A.G., Golubkov V.V., Bely P.N. 2016b. Revision of lichen genus of *Lepraria* in Belarus: *L. eburnea*, *L. ecorticata* and *L. vouauxii*. — Vestnik BGU. Ser. 2. 2: 55–59 (In Russ.).
- Tsurykau A.G., Golubkov V.V., Bely P.N. 2016c. Revision of lichen genus of *Lepraria* in Belarus: *L. elobata* и *L. finkii*. — Vesnik VDU. 2: 22–27 (In Russ.).
- Tsurykau A.G., Golubkov V.V., Bely P.N. 2016d. Revision of lichen genus *Lepraria* in Belarus: *Lepraria incana*. — Vesnik of Yanka Kupala State University of Grodno. Series 5. 2: 133–140 (In Russ.).
- Tsurykau A.G., Golubkov V.V., Bely P.N. 2016e. Revision of lichens *Lepraria* in Belarus: *L. jackii* and *L. rigidula*. — Vesnik of A.A. Kuleshov Mogilev State University. Series B. 1 (47): 91–97 (In Russ.).
- Tsurykau A., Golubkov V., Bely P. 2018a. The lichen genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in Belarus. — Folia Cryptog. Estonica. 55: 125–132. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.13>
- Tsurykau A.H., Halubkou U.U., Bely P.N. 2018b. Revision of the lichen genus *Xanthoparmelia* in Belarus: *X. delisei* and *X. pulla*. — Journal of the Belarusian State University. Biology. 3: 21–27 (In Russ.).
- Vitikainen O. 2007. Peltigeraceae. — In: Nordic lichens flora. Vol. 3. Cyanolichens. Uddevalla. P. 113–131.
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Lumbsch H.T., Liu J.K., Maharachchikumbura S.S.N., Ekanayaka A.H., Tian Q., Phookamsak R. 2018. Outline of Ascomycota: 2017. — Fungal Divers. 88: 167–263. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0394-8>
- Yatsyna A. 2014. Lichens from manor parks in Minsk region (Belarus). — Bot. Lith. 20 (2): 159–168. <https://doi.org/10.2478/botlit-2014-0016>
- Yatsyna A.P. 2017. Lichen of mature spruce forests of the two protected areas of Vitebsk region. — Vesnik VDU. 3: 74–79 (In Russ.).
- Yatsyna A.P., Kondratyuk S.Y. 2013. Novyye dannyye o ksantorioidnykh lishainikakh Belarusi [New data on Xanthorioid lichens of Belarus]. — Vesnik MDPU im. I.P. Shamyakina. 3: 29–33 (In Russ.).
- Zukal H. 1891. Halbflechten. — Flora (Regensburg). 74: 92–107.