

Экологическая приуроченность лихенофильного гриба *Lichenostigma maureri* (Lichenostigmatales, Phaeococcomycetaceae) в Беларуси

И.М. Болсун

В ходе ревизии лишайников родов *Bryoria* и *Usnea* в Беларуси было выявлено 14 образцов лишайников рода *Bryoria* и 115 образцов лишайников рода *Usnea*, на слоевищах которых был обнаружен лихенофильный гриб *Lichenostigma maureri*. Лихенофильный гриб был найден на образцах лишайников *Bryoria capillaris*, *B. implexa*, *B. nadvornikiana*, *B. vrangiana*, *Usnea dasopoga*, *U. glabrescens* var. *glabrescens*, *U. glabrescens* var. *fulvoreaegens*, *U. hirta*, *U. subfloridana*. *Bryoria implexa* и *Bryoria vrangiana* впервые указываются нами в качестве лишайников-хозяев *Lichenostigma maureri*. Для *Lichenostigma maureri* составлено морфологическое описание, охарактеризована субстратная и экологическая приуроченность в сравнении с лишайниками-хозяевами родов *Bryoria* и *Usnea*.

Ключевые слова: биоразнообразие, лишайники, лихенофильный гриб, субстрат, экология.

During the revision of lichen genera *Bryoria* and *Usnea* in Belarus, 14 specimens of *Bryoria* and 115 specimens of *Usnea* infected with lichenicolous fungus *Lichenostigma maureri* were identified. The lichenicolous fungus was found on thalli of *Bryoria capillaris*, *B. implexa*, *B. nadvornikiana*, *B. vrangiana*, *Usnea dasopoga*, *U. glabrescens* var. *glabrescens*, *U. glabrescens* var. *fulvoreaegens*, *U. hirta* and *U. subfloridana*. *Bryoria implexa* and *Bryoria vrangiana* are reported for the first time as lichen hosts of *Lichenostigma maureri*. A morphological description has been compiled for *Lichenostigma maureri*, and the substrate and ecological preferences have been characterized in comparison with the lichen hosts of the genera *Bryoria* and *Usnea*.

Keywords: biodiversity, lichens, lichenicolous fungus, substrate, ecology.

Введение. Лихенофильные грибы обитают исключительно на лишайниках, чаще всего как облигатные паразиты, но также и как патогены широкого спектра действия, сапротрофы или комменсалы. Они изучаются уже более 200 лет, однако мало что известно об морфологических признаках большинства видов, их антибиозе и вирулентности [1]. Число признанных лихенофильных грибов (включая подвиды и разновидности) в настоящее время составляет более 2300 таксонов различных классов отделов Ascomycota и Basidiomycota [2].

Вид *Lichenostigma maureri* встречается в двух разных формах: анаморфной и телеоморфной [3]. Впервые *Lichenostigma maureri* (телеоморфная форма) был описан в 1982 г. [4], а его анаморфная форма (как *Phaeosporobolus usneae* D. Hawksw. & Hafellner) в 1986 г. [5]. В 2014 г. с использованием методов филогенетического анализа было продемонстрировано, что обе формы формируют единую кладу и являются одним видом [6].

На территории Беларуси специальных исследований, посвящённых лихенофильным грибам, ранее практически не проводилось. Первая обобщённая сводка включала список, состоящий из 22 видов лихенофильных грибов, выявленных на основании изучения 30 гербарных образцов коллекции лишайников Института экспериментальной ботаники имени В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси (MSK-L), а также литературных данных, была опубликована в 2011 г. [7].

В ходе ревизии лишайников родов *Bryoria* и *Usnea* в Беларуси [8]–[11] нами были выявлены образцы, пораженные лихенофильным грибом *Lichenostigma maureri*. В связи с этим представляется актуальным оценить встречаемость и экологию данного лихенофильного гриба на территории страны.

Материал и методы исследования. Материалом для данного исследования послужили образцы лишайников родов *Bryoria* и *Usnea*, хранящиеся в гербариях Гомельского государственного университета имени Франциска Скорины (GSU), Института экспериментальной ботаники имени В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси (MSK-L), Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси (MSKH), Белорусского государственного университета (MSKU) и Ботанического института имени В.Л. Комарова

Российской академии наук (LE). Всего было проанализировано 745 гербарных образцов лишайников родов *Bryoria* и *Usnea* (207 и 538 образцов, соответственно) сборов 1924–2018 гг. Дублетные сборы, хранящиеся в разных гербариях, принимали за один гербарный образец. Общее количество образцов без учета дублетного материала составило 626 гербарных конвертов (163 образца рода *Bryoria* и 463 образца рода *Usnea*).

Морфологию образцов изучали с помощью стереомикроскопа Nikon SMZ-745, анатомические особенности – с использованием светового микроскопа Nikon Eclipse 80i. Измерение аскоспор и других структур проводили у водных препаратов. Размеры конидий представлены по схеме (минимум–) (среднее – стандартное отклонение) (среднее + стандартное отклонение) (–максимум) и сопровождаются указанием количества проведенных измерений (n).

Состав вторичных метаболитов лишайников-хозяев изучали с помощью метода тонкослойной хроматографии в системе растворителей С [12]. Для этого фрагмент слоевища лишайника помещали в микроцентрифужную пробирку объемом 1,5 мл. Экстракцию вторичных метаболитов проводили ацетоном в течение 1 часа. После этого 30 мкл экстракта наносили на пластины для тонкослойной хроматографии со стандартным силикагелем и ультрафиолетовым индикатором Macherey-Nagel Alugram Sil G UV254 и Merck TLC Silica gel 60 F254 Aluminum sheets. Элюирование пластины до оптимальной длины продвижения фронта (12 см) проводили в течение 40 минут. Визуализацию разделяемых веществ смеси проводили под ультрафиолетовым излучением с длинами волн 254 и 366 нм, а также химическим методом путем обработки пластины 10 % раствором серной кислоты (H₂SO₄) и последующим нагреванием пластины в сушильном шкафу до температуры 110 °С в течение 10 минут. В качестве контроля использовали лишайники *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb. и *Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix & Lumbsch, содержащие атранорин, норстиктовую и каператовую кислоты.

Результаты и их обсуждение. В ходе проведенного исследования было выявлено 129 образцов *Lichenostigma maureri*, 115 из которых произрастали на лишайниках рода *Usnea* (24,8 % от общего числа просмотренных образцов данного рода) и 14 – на лишайниках рода *Bryoria* (8,6 % от общего числа просмотренных образцов данного рода).

Ниже приводим морфологическое описание лишенофильного гриба, а также его субстратную и экологическую приуроченности на территории Беларуси.

***Lichenostigma maureri* Hafellner.** Лишенофильный гриб формирует небольшие чёрные стромы, изначально плотно прилегающие к слоевищу хозяина, позже приподнимающиеся, в основном разбросанные по всему таллому, но иногда встречающиеся только в некоторых отдельных участках слоевища. Стромы подушкообразные, обычно округлые, от выпуклых до плоских, встречаются как по одиночке, так и слившись по 2–3, 70–165 мкм. Конидии, формирующиеся в стромах, коричневые, диаметром (12,5–)13,0–16,3(–18,0) × (20,0–)20,3–23,9(–26,5) мкм, n = 50, состоящие из сферических клеток диаметром (4,0–)4,2–5,2(–6,0) мкм, n = 200.

Экология. Несмотря на то, что *Lichenostigma maureri* поражает широкий спектр родов и видов лишайников, в качестве хозяев лишенофильный гриб предпочитает виды рода *Usnea*. К настоящему времени *Lichenostigma maureri* был найден на *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal., *Anaptychia ciliaris* (L.) Flot., *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo & D. Hawksw., *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw., *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw., *Bryoria* sp., *Buellia frigida* Darb., *B. griseovirens* (Sm.) Almb., *Cetraria pinastri* (Scop.) Gray, *C. sepincola* (Ehrh.) Ach., *Cladonia digitata* (L.) Hoffm., *Evernia divaricata* (L.) Ach., *E. esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz, *E. mesomorpha* Nyl., *E. prunastri* (L.) Ach., *Evernia* sp., *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *F. soredians* (Nyl.) Hale, *Foraminella hyperopta* (Ach.) S.L.F. Mey., *Fuscidea viridis* Tønsberg, *Hypogymnia lugubris* (Pers.) Krog, *H. physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Lasallia pustulata* (L.) Merat, *Lecanora chlarotera* Nyl., *Lecidea turgidula* Fr., *Letharia vulpina* (L.) Hue, *Lethariella canariensis* (Ach.) Krog, *L. intricata* (Moris) Krog, *Pannoparmelia angustata* (Pers.) Zahlbr., *Parmelia sulcata* Taylor, *P. saxatilis* (L.) Ach., *Parmeliopsis* spp., *Parmotrema hypoleucinum* (J. Steiner) Hale, *Physcia caesia* (Hoffm.) Fűrnr., *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb., *Protousnea magellanica* (Mont.) Krog, *P. malacea* (Stirt.) Krog, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Punctelia* spp., *Ramalina calcicaris* (L.) Röhl., *R. farinacea* (L.) Ach., *R. fastigiata* (Pers.) Ach., *R. fraxinea* (L.) Ach., *R. obtusata* (Arnold) Bitter, *Ramalina* spp., *Usnea aurantiaco-atra* (Jacq.) Bory, *U. barbata* agg., *U. dasopoga*

(Ach.) Nyl., *U. flammea* Stirt., *U. florida* (L.) F.H. Wigg., *U. glabrescens* (Vain.) Räsänen var. *fulvovireagens* (Räsänen) Räsänen, *U. glauca* Motyka, *U. hirta* (L.) F.H. Wigg., *U. Rigida* Motyka, *U. scabrata* Nyl., *U. subfloridana* Stirt., *Usnea* sp., а также на лихенофильном грибе *Tremella hypogymniae* [13]. В Республике Беларусь лихенофильный гриб был обнаружен на слоевищах четырёх и пяти видов лишайников родов *Bryoria* и *Usnea*, соответственно – *Bryoria capillaris*, *B. implexa* (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw., *B. nadvornikiana*, *B. vrangiana* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw., *Usnea dasopoga*, *U. glabrescens* var. *glabrescens*, *U. glabrescens* var. *fulvovireagens*, *U. hirta* и *U. subfloridana* (рисунки 1, 2). *Bryoria implexa* и *Bryoria vrangiana* впервые указываются нами в качестве лишайников-хозяев *Lichenostigma maureri*.

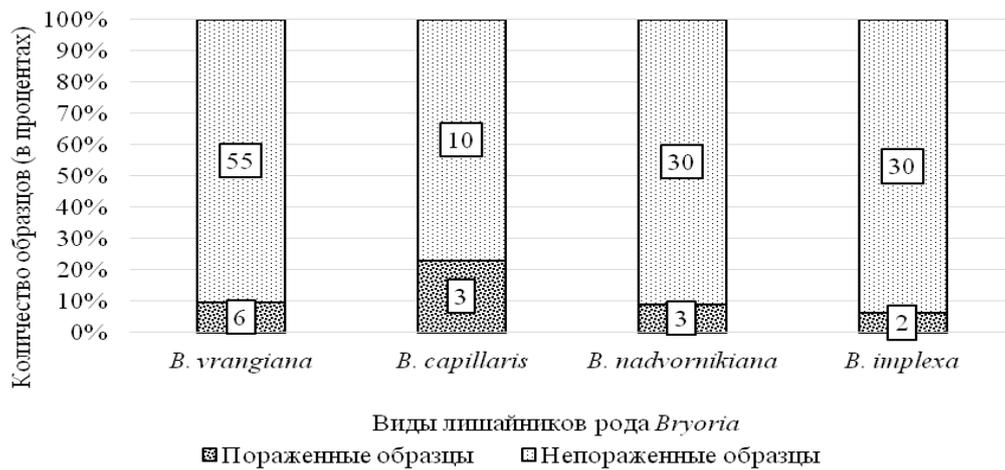


Рисунок 1 – Приуроченность *Lichenostigma maureri* к лишайникам рода *Bryoria*

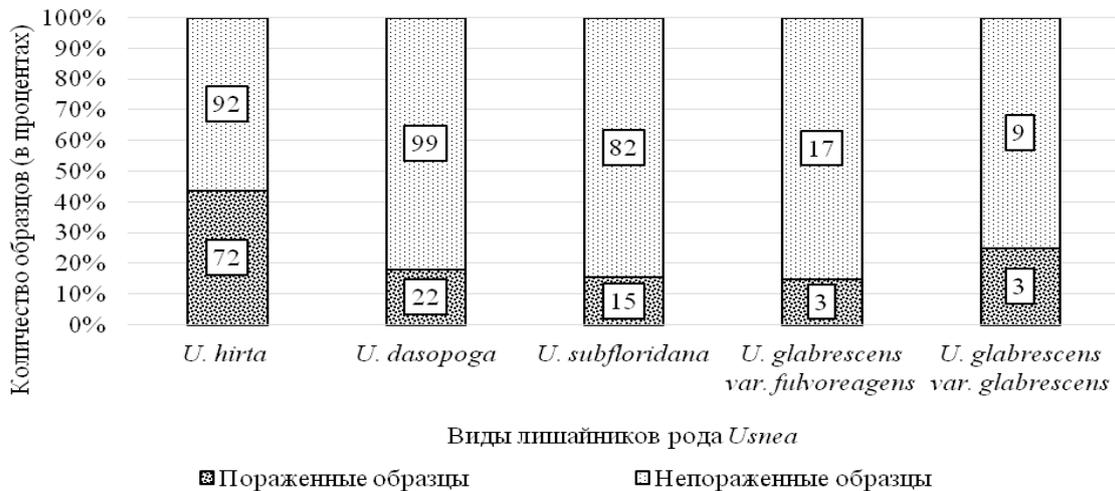


Рисунок 2 – Приуроченность *Lichenostigma maureri* к лишайникам рода *Usnea*

На территории Беларуси гриб *Lichenostigma maureri* приурочен к виду *Usnea hirta*, поражая около половины слоевищ данного лишайника, при этом особых предпочтений лихенофильного гриба к содержанию какого-либо вторичного метаболита *Usnea hirta* выявлено не было. Уровень пораженности остальных видов лишайников-хозяев существенно ниже и находится в пределах 15–25 % образцов.

На территории Беларуси вид *Lichenostigma maureri* обладает широкой экологической амплитудой, будучи приуроченным к различным биотопам (хвойным и лиственным лесам, а также к открытым местообитаниям).

Поражённые лихенофильным грибом образцы лишайников рода *Bryoria* были найдены в сосняках (5 образцов, или 35,7 %), ельниках (3; 21,4 %), березняках (2; 14,3 %), дубравах (1; 7,1 %). Для 3 образцов (21,4 %) информация об условиях произрастания отсутствовала. Поражённые образцы лишайников рода *Usnea* были найдены в сосняках (41 образец, или 35,7 %), ельниках

(22; 19,1 %), дубравах (9; 7,8 %), открытых местообитаниях и ольшаниках (по 6 образцов; по 5,2 %), болотных сообществах (5; 4,3 %), березняках (4; 3,5 %), смешанных лесах (3; 2,6 %), осинниках (2; 1,7 %). Для 17 образцов (14,8 %) информация об условиях произрастания отсутствовала.

Существенных отличий экологической приуроченности лишайников, пораженных и непораженных *Lichenostigma maureri*, выявлено не было (рисунки 3, 4), что свидетельствует о схожести экологической селективности лихенофильного гриба и лишайников-хозяев.

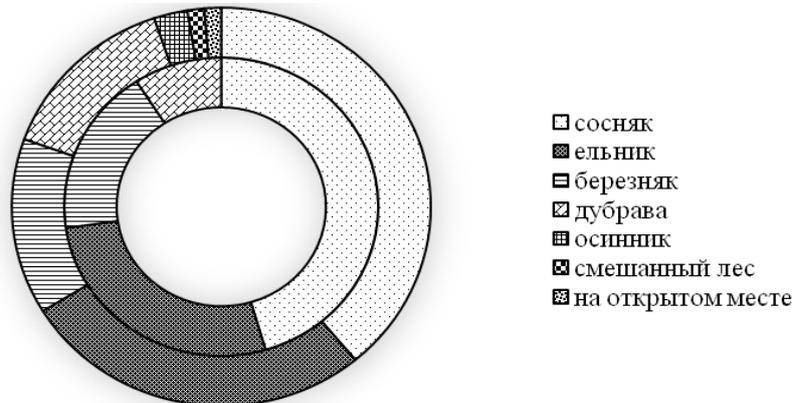


Рисунок 3 – Сравнение экологической приуроченности лишайников-хозяев рода *Bryoria* (внешний круг) и *Lichenostigma maureri* (внутренний круг)

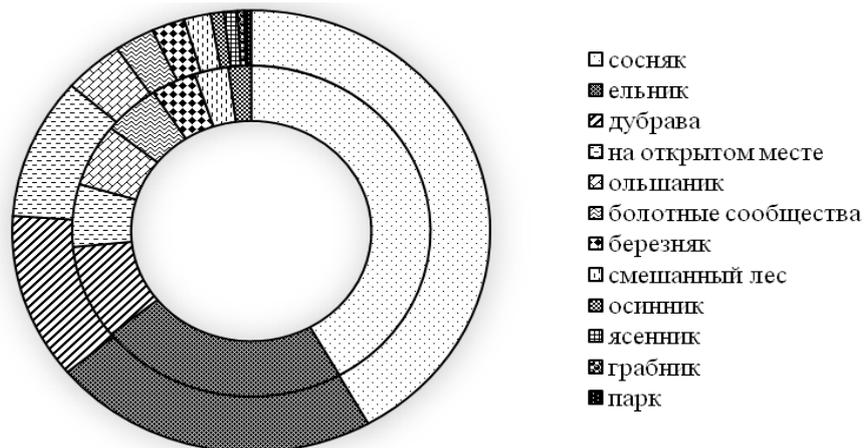


Рисунок 4 – Сравнение экологической приуроченности лишайников-хозяев рода *Usnea* (внешний круг) и *Lichenostigma maureri* (внутренний круг)

В качестве субстрата лишайники-хозяева *Lichenostigma maureri* рода *Bryoria* предпочитают преимущественно кору деревьев (12 образцов, или 85,8 %). Лишь 1 образец (7,1 %) был собран на древесине (заборе). Эпифитные образцы произрастали на берёзе повислой (*Betula pendula*) и ели европейской (*Picea abies*) – по 4 образца (по 28,6 %), сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris*) – 3 (21,4 %), дубе черешчатом (*Quercus robur*) – 1 (7,1 %). Для 1 образца (7,1 %) информация о субстрате отсутствовала. Поражённые образцы лишайников рода *Usnea* произрастали на берёзе повислой (*Betula pendula*) – 38 образцов (33,0 %), сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris*) – 30 (26,1 %), ели европейской (*Picea abies*) – 20 (17,4 %), ольхе чёрной (*Alnus glutinosa*) – 8 (7,0 %), дубе черешчатом (*Quercus robur*) – 6 (5,2 %), клёне псевдоплатановом (*Acer pseudoplatanus*), лиственнице европейской (*Larix decidua*), осине обыкновенной (*Populus tremula*), пихте белой (*Abies alba*) и ясене обыкновенном (*Fraxinus excelsior*) – по 1 образцу (по 0,9 %). Для 8 образцов (7,0 %) информация о субстрате отсутствовала.

Сравнение субстратной приуроченности лишайников-хозяев, пораженных и непораженных *Lichenostigma maureri*, не выявило существенных отличий за исключением некоторого снижения доли образцов, пораженных лихенофильным грибом, собранных на дубе черешчатом (рисунки 5, 6).

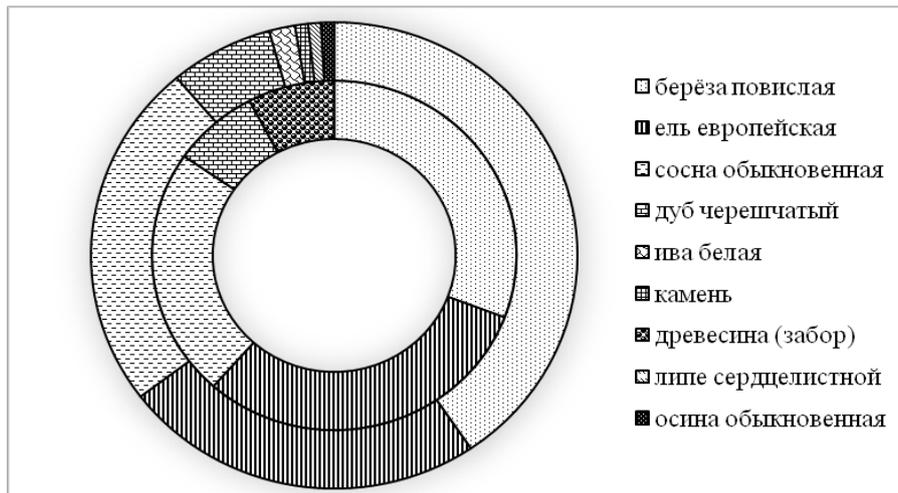


Рисунок 5 – Сравнение субстратной приуроченности лишайников рода *Bryoria*, пораженных (внутренний круг) и непораженных (внешний круг) *Lichenostigma maureri*

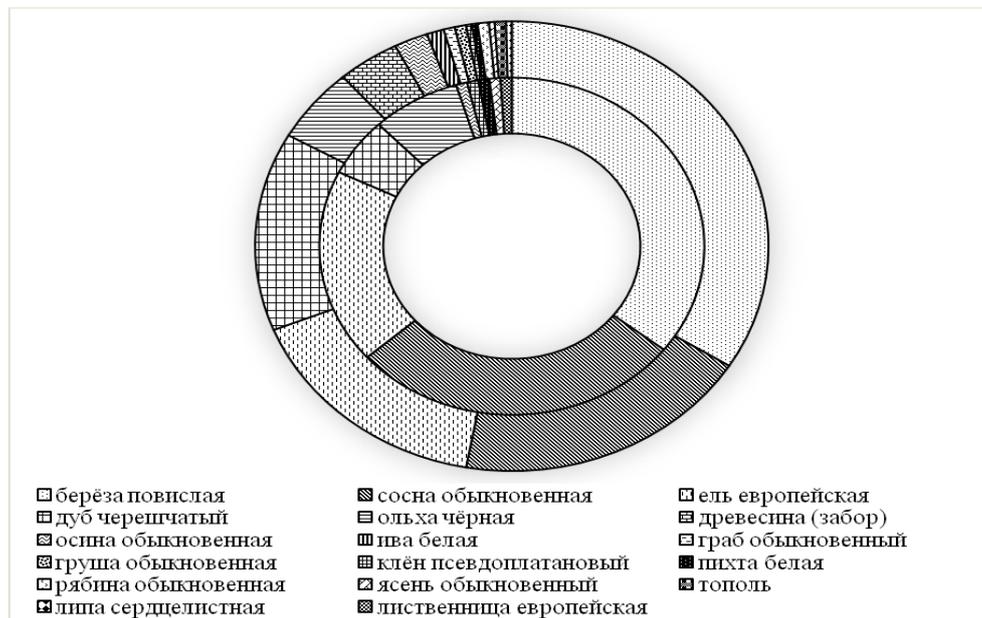


Рисунок 6 – Сравнение субстратной приуроченности лишайников рода *Usnea*, пораженных (внутренний круг) и непораженных (внешний круг) *Lichenostigma maureri*

Заключение. В ходе проведённого исследования было выявлено 14 образцов лишайников рода *Bryoria* (8,6 % от общего числа просмотренных образцов данного рода) и 115 образцов лишайников рода *Usnea* (24,8 % от общего числа просмотренных образцов данного рода), на слоевищах которых был обнаружен лихенофильный гриб *Lichenostigma maureri*. На территории Беларуси *Lichenostigma maureri* был выявлен на *Bryoria capillaris*, *B. implexa*, *B. nadvornikiana*, *B. vrangiana*, *Usnea dasopoga*, *U. glabrescens* var. *glabrescens*, *U. glabrescens* var. *fulvorangea*, *U. hirta*, *U. subfloridana*. *Bryoria implexa* и *B. vrangiana* впервые указываются нами в качестве лишайников-хозяев *Lichenostigma maureri*. В условиях нашей страны вид *Lichenostigma maureri* приурочен к виду *Usnea hirta*, поражая около половины слоевищ данного лишайника. Существенных отличий в субстратной и экологической приуроченностях *Lichenostigma maureri* по сравнению с таковой лишайников-хозяев не отмечено, за исключением некоторого снижения доли образцов, пораженных лихенофильным грибом, собранных на дубе черешчатом.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность кандидату биологических наук, доценту Владимиру Владимировичу Голубкову (Гродно) и кандидату биологических наук, доценту, ученому секретарю Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси Павлу Николаевичу Белому (Минск) за предоставленные гербарные образцы родов *Bryoria* и *Usnea*.

Литература

1. Lawrey, J. D. Lichenicolous fungi : interactions, evolution, and biodiversity / J. D. Lawrey, P. Diederich // *Bryologist* – 2003. – Vol. 106. – P. 80–120.
2. Diederich, P. The 2018 classification and checklist of lichenicolous fungi, with 2000 nonlichenized, obligately lichenicolous taxa / P. Diederich, J. D. Lawrey, D. Ertz // *Bryologist*. – 2018. – Vol. 121, № 3. – P. 340–425.
3. Coste, C. Note sur *Lichenostigma maureri* Hafellner : champignon lichenicole non license tres frequent en France qui passe inaperçu / C. Coste // *Carnets natures*. – 2015. – Vol. 2. – P. 19–21.
4. Hafellner, J. Studien über lichenicole Pilze und Flechten II. *Lichenostigma maureri* gen. et sp. nov., ein in den Ostalpenhäufiger lichenicoler Pilz (Ascomycetes, Arthoniales) / J. Hafellner // *Herzogia*. – 1982. – Vol. 6. – P. 299–308.
5. Hawksworth, D. L. *Phaeosporobolus usneae*, a new and widespread lichenicolous deuteromycete / D. L. Hawksworth, J. Hafellner. – *Nova Hedwigia*, 1986. – Vol. 43. – P. 525–530.
6. Ertz, D. Molecular data resolve a new order of Arthoniomycetes sister to the primarily lichenized Arthoniales and composed of black yeasts, lichenicolous and rock inhabiting species / D. Ertz, J. D. Lawrey, R. S. Common, P. Diederich // *Fungal Diversity* – 2014. – Vol. 66. – P. 113–137.
7. Голубков, В. В. Аннотированный список лихенофильных грибов Беларуси / В. В. Голубков // *Ботаника: Исследования*. – 2011. – Вып. 40. – С. 295–307.
8. Цуриков, А. Г. Ревизия лишайников рода *Bryoria* Беларуси. I. *B. capillaris* и *B. nadvornikiana* / А. Г. Цуриков, В. В. Голубков, П. Н. Белый, И. М. Болсун // *Веснік Брэсцкага дзяржаўнага ўніверсітэта імя А.С. Пушкіна*. – 2023. – № 2. – С. 61–69.
9. Цуриков, А. Г. Ревизия лишайников рода *Bryoria* Беларуси. II *Bryoria implexa* s. lat. / А. Г. Цуриков, В. В. Голубков, П. Н. Белый, И. М. Болсун // *Экспериментальная биология и биотехнология*. – 2023. – № 2. – С. 65–80.
10. Цуриков, А. Г. Ревизия лишайников рода *Bryoria* Беларуси. III. *B. furcellata* и *B. fuscescens* / А. Г. Цуриков, В. В. Голубков, П. Н. Белый, И. М. Болсун // *Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы*. – 2023. – Т. 13, № 2 – С. 118–124.
11. Цуриков, А. Г. Лишайники рода *Bryoria* Национального Парка «Припятский» / А. Г. Цуриков, В. В. Голубков, П. Н. Белый, И. М. Болсун // *Мониторинг и оценка состояния растительного мира : материалы VI Международной научной конференции, 9–13 октября 2023 г. / Ин-т экспериментальной ботаники имени В.Ф. Купревича НАН Б, НП «Припятский»*. – Минск, 2023. – С. 331–333.
12. Orange, A. Microchemical methods for the identification of lichens / A. Orange, P. W. James, F. J. White. – London : British Lichen Society, 2001. – 101 p.
13. Brackel, W. Kommentierter Katalog der flechtenbewohnenden Pilze Bayerns / W. Brackel // *Bibliotheca Lichenologica*. – 2014. – Vol. 109. – P. 1–476.